

DIE ANATOMIE UND ZUWACHSZONENBILDUNG VON HÖLZERN

DER ANDINEN BAUMGRENZE

Elfriede Trautner

München 1958



DIE ANATOMIE UND ZUWACHSZONENBILDUNG VON HÖLZERN  
DER ANDINEN BAUMGRENZE.

---

Inaugural - Dissertation  
zur  
Erlangung der Doktorwürde  
der  
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der  
Ludwig Maximilians - Universität  
zu München



---

vorgelegt  
von  
Elfriede Trautner  
aus  
Augsburg

---

November 1958

1. Referent: Herr Prof. Dr. Fritz Gessner
  2. Referent: Herr Prof. Dr. Leo Brauner
- Tag der mündlichen Prüfung: 15. Dezember 1958

# ANATOMIE UND ZUWACHSZONENBILDUNG VON HÖLZERN DER ANDINEN BAUMGRENZE.

| Inhaltsübersicht:<br>=====      | Seite |
|---------------------------------|-------|
| A. Einleitung<br>=====          | 2     |
| B. I. Anatomie<br>=====         | 3     |
| <u>Espeletia neriifolia</u>     | 3     |
| <u>Holzbeschreibung</u>         | 4     |
| a.) Makroskopisch               | 4     |
| b.) Mikroskopisch               | 4     |
| 1.) Holzfaserzellen (Libriform) | 6     |
| 2.) Markstrahlen                | 6     |
| 3.) Holzparenchym               | 9     |
| 4.) Gefäße                      | 9     |
| 5.) Tüpfel                      | 14    |
| 6.) Zuwachszonen                | 14    |
| 7.) Markgewebe                  | 14    |
| <u>Polylepis sericea</u>        | 15    |
| <u>Holzbeschreibung</u>         | 15    |
| a.) Makroskopisch               | 15    |
| b.) Mikroskopisch               | 15    |
| 1.) Fasertracheiden             | 17    |
| 2.) Markstrahlen                | 19    |



Inhaltsübersicht:

|                                                                                                                                                              | Seite |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------|
| 3.) Holzparenchym                                                                                                                                            | 19    |
| 4.) Gefäße                                                                                                                                                   | 21    |
| 5.) Tüpfel                                                                                                                                                   | 21    |
| 6.) Zuwachszonen                                                                                                                                             | 22    |
| 7.) Markgewebe                                                                                                                                               | 22    |
| <br>II. Die chemische Zusammensetzung der Gefäß-<br>=====                                                                                                    |       |
| inhaltsstoffe von Espeletia neriifolia<br>=====                                                                                                              | 23    |
| <br>Zusammenfassende Aufstellung der Stoffe, auf<br>welche die Inhaltsstoffe von Espeletia neri-<br>ifolia untersucht wurden und Ergebnis dieser<br>Versuche | 25    |
| 1.) Die positiv reagierenden Stoffe                                                                                                                          | 26    |
| a.) Calcium                                                                                                                                                  | 26    |
| b.) Fette                                                                                                                                                    | 26    |
| c.) Lignine                                                                                                                                                  | 28    |
| 2.) Stoffe, die negativen Reaktions-<br>ausfall ergaben                                                                                                      | 29    |
| a.) Kohlensaurer Kalk                                                                                                                                        | 29    |
| b.) Oxalsaurer Kalk                                                                                                                                          | 29    |
| c.) Zellulose                                                                                                                                                | 29    |
| d.) Eiweiß                                                                                                                                                   | 29    |
| e.) Gerbstoffe                                                                                                                                               | 29    |
| f.) Wundgummi                                                                                                                                                | 30    |
| g.) Phlobaphene                                                                                                                                              | 30    |



Digitized by the Internet Archive  
in 2026

[https://archive.org/details/IA41547401\\_0020](https://archive.org/details/IA41547401_0020)

Inhaltsübersicht:

|                                                                                                                                                                                 | Seite  |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|
| h.) Kieselsäure                                                                                                                                                                 | 30     |
| i.) Kalium                                                                                                                                                                      | 30     |
| k.) Eisen                                                                                                                                                                       | 31     |
| l.) Mangan                                                                                                                                                                      | 31     |
| 3.) Ergebnis der chemischen Untersuchungen<br>der Gefäßinhaltsstoffe von <i>Espeletia<br/>neriifolia</i>                                                                        | 31     |
| <br>III. Die Zuwachszonenbildung<br>=====                                                                                                                                       | <br>34 |
| 1.) Übersicht über die Literatur und die<br>allgemeinen bisherigen Untersuchungs-<br>ergebnisse der Jahresring- bzw. Zu-<br>wachszonenbildung bei tropischen Holz-<br>gewächsen | 34     |
| 2.) Klima                                                                                                                                                                       | 41     |
| 3.) Methode zur Untersuchung der Zuwachs-<br>ringe                                                                                                                              | 45     |
| 4.) Untersuchung der Zuwachszonenbildung<br>bei <i>Espeletia neriifolia</i> an der andinen<br>Baumgrenze in 4000 m Höhe                                                         | 45     |
| 5.) Untersuchung der Zuwachszonenbildung<br>bei <i>Polylepis sericea</i> (Material eben-<br>falls aus einer Höhe von 4000 m)                                                    | 48     |
| 6.) Vergleich der Zuwachszonenbildung bei<br><i>Espeletia neriifolia</i> und <i>Polylepis<br/>sericea</i>                                                                       | 49     |



Inhaltsübersicht:

|                                                                                                                                                                                                             | Seite |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------|
| 7.) Die Zuwachszonenbildung bei in verschiedenen Höhenbereichen gewachsenen Exemplaren von <i>Espeletia neriifolia</i>                                                                                      | 51    |
| 8.) Vergleich zweier in einem Höhenbereich von 4100 m gewachsener Holzproben von <i>Espeletia neriifolia</i> und <i>Polylepis sericea</i>                                                                   | 54    |
| 9.) Der Einfluß der jahreszeitlich bedingten Klimaschwankungen auf die Zuwachszonenbildung von <i>Polylepis sericea</i>                                                                                     | 55    |
| 10.) Untersuchung der Zuwachszonenbildung bei <i>Polylepis sericea</i> M 1                                                                                                                                  | 60    |
| 11.) Untersuchung der Zuwachszonenbildung bei <i>Polylepis sericea</i> M 2                                                                                                                                  | 61    |
| 12.) Vergleich der Zuwachszonenmittelkurven von zwei im gleichen Höhenbereich gewachsenen <i>Polylepis sericea</i> - Exemplaren                                                                             | 63    |
| 13.) Zusammenfassung der Werte, die durch Vergleichung der Zuwachszonen verschiedener Exemplare von <i>Polylepis sericea</i> und <i>Espeletia neriifolia</i> aus dem gleichen Höhenbereich ermittelt wurden | 63    |



Inhaltsübersicht:

|                                                                                                                                                           | Seite |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------|
| a.) Gegenläufigkeit bzw. Übereinstimmung der Kurven aus verschiedenen Radien desselben Stammquerschnitts                                                  | 64/65 |
| b.) Gegenläufigkeit bzw. Übereinstimmung der Werte aus dem Vergleich der Zuwachszonen verschiedener Hölzer aus dem gleichen Höhenbereich<br>(Mittelwerte) | 65    |
| 14.) Ergebnis                                                                                                                                             | 66    |
| Exkurs                                                                                                                                                    | 69    |
| Hypericum laricifolium                                                                                                                                    | 70    |
| C. Gesamtverzeichnis der benutzten Literatur                                                                                                              | 73    |



DIE ANATOMIE UND ZUWACHSZONENBILDUNG VON HÖLZERN  
DER ANDINEN BAUMGRENZE.

A. Einleitung.  
=====

Die jahreszeitlich bedingte Rhythmik des Holzzuwachses hat bei Bäumen der gemäßigten Breiten zu dem weit ausgebauten Gebiet der Jahresringforschung geführt, dessen Anwendungsbereich über die Grenzen der Botanik erheblich hinausgreift. Damit hat die Untersuchung des Holzzuwachses der Bäume feuchter Tropengebiete nicht Schritt gehalten, da hier die Regelmäßigkeit fehlt, welche allgemeine Schlußfolgerungen zuläßt. Was darüber gesagt werden kann, wird an späterer Stelle dieser Arbeit zur Sprache kommen.

Ein weitgehend unbearbeitetes Gebiet ist die Jahresringforschung der Baumgrenze. Sind hierüber schon aus mittleren und hohen Breiten kaum Angaben zu erhalten, so fehlen solche vollkommen aus Regionen der Tropen.

Darüber einen ersten Beitrag zu liefern, war Aufgabe der vorliegenden Arbeit.

Die im folgenden beschriebenen Untersuchungen an *Espeletia neriifolia* und *Polylepis sericea* sollen Aufschluß geben über die Anatomie dieser tropischen Holzpflanzen und die Frage ihrer Jahresringbildung.

Das untersuchte Material wurde im Gebiet der Anden und der Küstencordillern (Naiguatá) in Venezuela von Herrn Professor Dr. Fritz Gessner bei seinem dortigen Aufenthalt im Jahre 1952, von Herrn Professor Dr. Vareschi im Jahr 1953 und von Herrn Professor Dr. Karl Mägdefrau bei einer Expedition in den ersten Monaten des Jahres 1958 gesammelt und bestimmt.



Es handelt sich bei allen untersuchten Hölzern um trocken aufbewahrte Stammstücke von 5 - 20 cm Länge, von unterschiedlichem Durchmesser und aus verschiedenen Höhenbereichen. Da in der Literatur keine Angaben über die Anatomie der Species *Espeletia neriifolia* und der Species *Polylepis sericea* zu finden waren, unterzog ich das mir zur Verfügung stehende Holzmaterial zunächst einer eingehenden anatomischen Untersuchung.

B. I. Anatomie.  
=====

E s p e l e t i a n e r i i f o l i a .

Die Gattung *Espeletia* gehört zur Klasse der Dicotyledoneae und zwar zur Ordnung der Synandreae, der Familie der Compositae und der Unter-Familie der Heliantheae-Melampodinae (Tubuliflorae). Sie ist nach Smith und Koch, (1935) wahrscheinlich nahe verwandt mit der weiter verbreiteten Gattung *Polymnia*. Nach Engler - Prantl, (1889) finden sich 11 Arten der Gattung *Espeletia* in den südamerikanischen Anden. Es sind wollige oder filzige Kräuter, seltener Sträucher oder Bäume. Die Blätter sind meist wurzelständig oder abwechselnd, selten gegenständig. Smith und Koch unterscheiden 30 bekannte Arten der Gattung *Espeletia*, die in den Anden vom Staat Miranda in Venezuela nach Westen und nach Süden bis in die drei Cordilleren von Columbien und bis in die Provinz von Carchi in Ecuador verbreitet sind. Die Arten dieser Gattung sind konstant und geographisch isoliert; sie sind zumeist das Merkmal der Páramo-Vegetation (Höhen von 2800 bis 4500 m). Nur 3 Arten, unter ihnen *Espeletia neriifolia*,



die nach Smith und Koch zur ursprünglichsten, d.h. am wenigsten von der "Vorfahrenform" abweichenden Gruppe der 5 von den Verfassern unterschiedenen Abteilungen gehört, haben einen holzigen, vielverzweigten Stamm. Viele Arten der Gattung Espeletia erzeugen ein Harz, welches oftmals der Luft der "páramos" einen eigenartigen Duft gibt. Das Hauptverbreitungsgebiet von Espeletia neriifolia, örtlich bekannt als "Incienso", "Frailejón de arbolito", oder "Oreja de burro" sind die Anden von Venezuela, von Miranda westwärts bis Mérida, in einer Höhe von 1500 - 4200 m.

#### Holzbeschreibung.

##### a.) Makroskopisch:

Das Holz ist hellbraun bis graubraun. Die ringförmigen Zuwachszonen kann man gut erkennen. (s. Abb. Nr. 1)  
Das Markgewebe im Inneren des Holzes ist verhältnismäßig mächtig (Durchmesser  $\sim 1,3$  cm, Gesamtdurchmesser des Stammes  $\sim 8,5$  cm) und unverholzt. Die Markstrahlen erscheinen als feine, dünne Striche. Auch die Gefäßporen sind auf einem Querschnitt mit bloßem Auge gut zu sehen.

##### b.) Mikroskopisch:

(Fertigung der Präparate s. Teil III, Abschnitt 3.)

Das Holz von Espeletia neriifolia setzt sich aus folgenden Elementen zusammen: Libriform, Markstrahlzellen, Holzparenchym und Gefäßen. (s. auch Zeichnungen Nr. 1-3)



Espeletia neriifolia

Abbildung Nr. 1  
Querschnitt durch den Stamm  
(natürliche Größe)

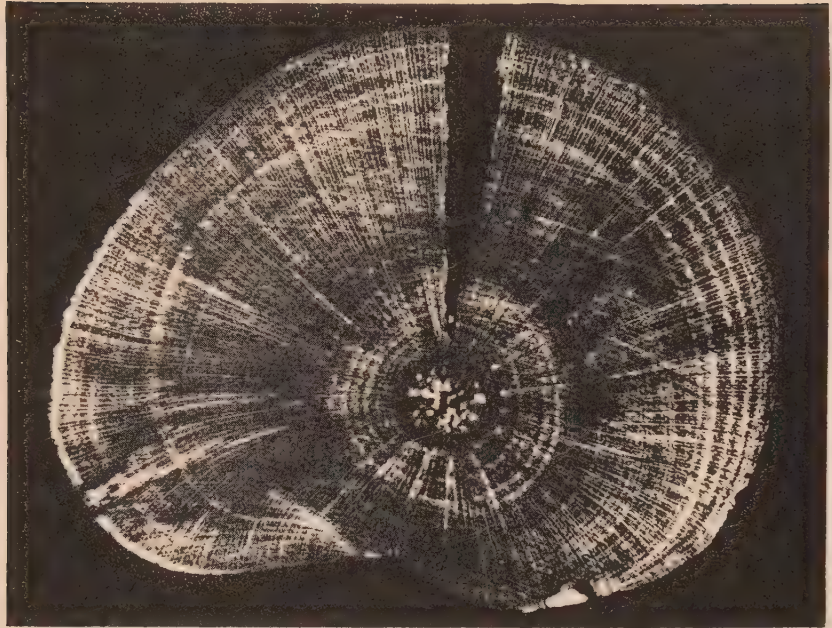
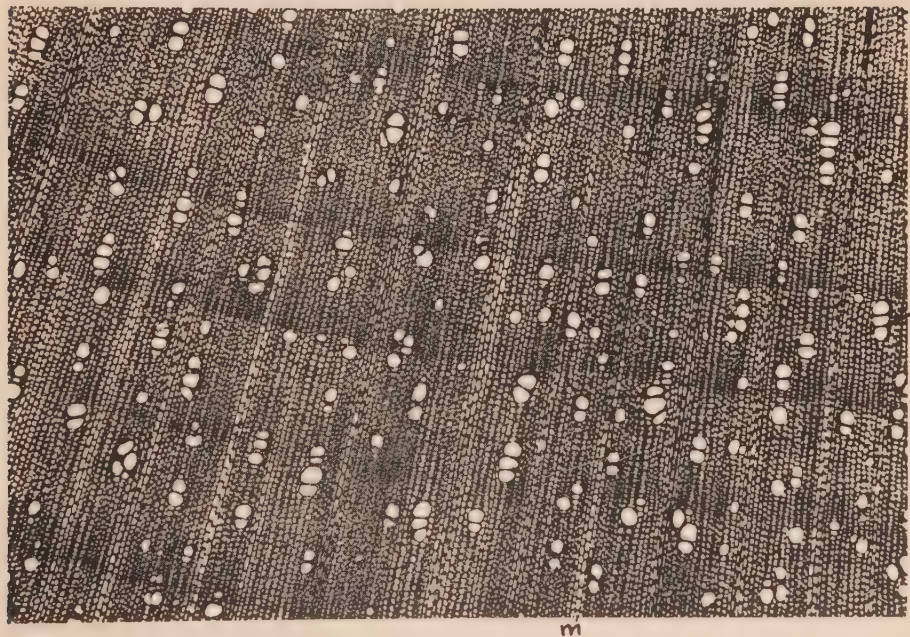


Abbildung Nr. 2



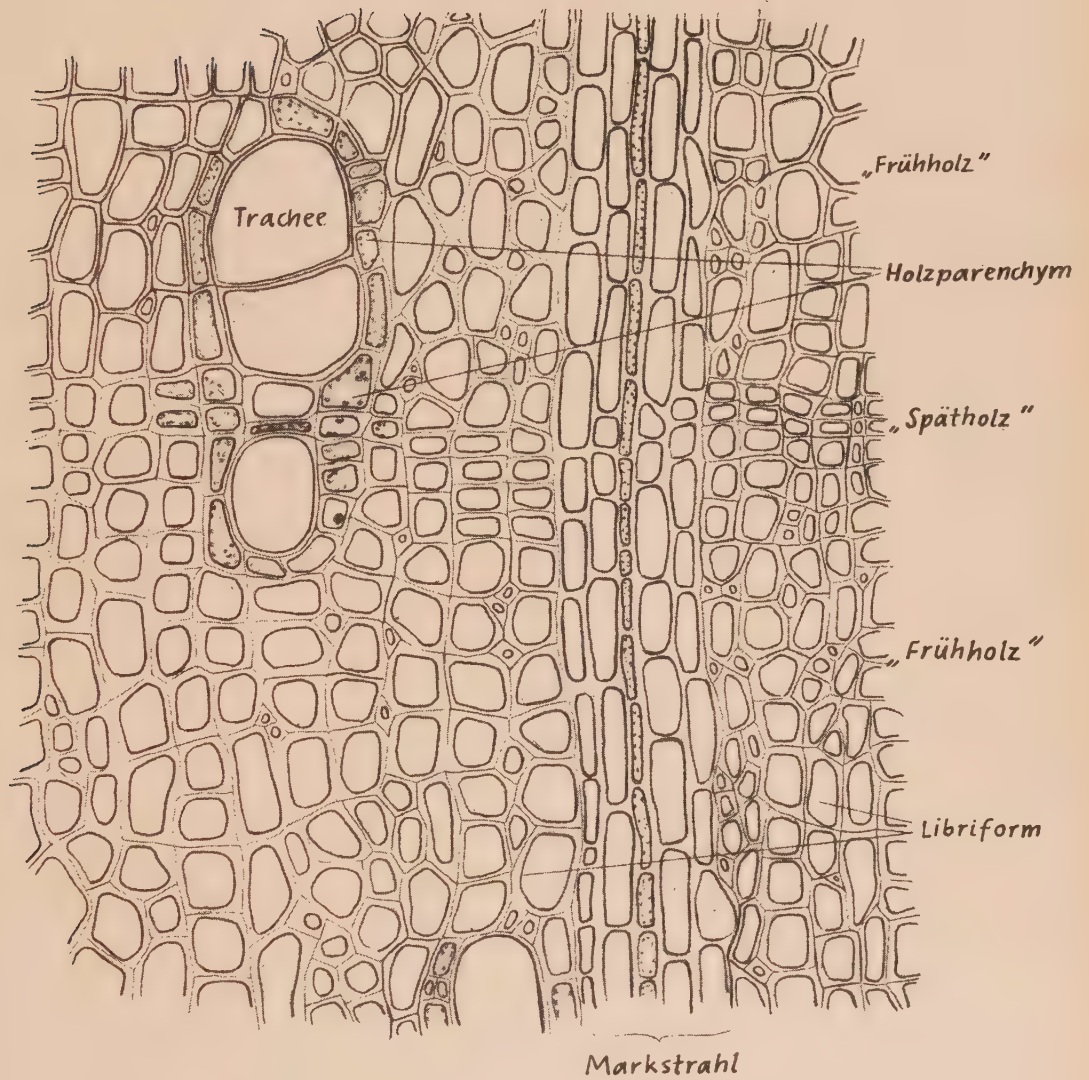
Mark  
↑

Rinde  
↓

Querschnitt: Die ringförmige Ausbildung von Früh- und Spätholz ist deutlich erkennbar.  
(60 x)  
m = Markstrahlen; G = Gefäße  
(meist in radialen Reihen angeordnet)



Nr. 1 Espeletia neriifolia  
Querschnitt  
Ausschnitt aus dem Gebiet der 3. Zuwachszone

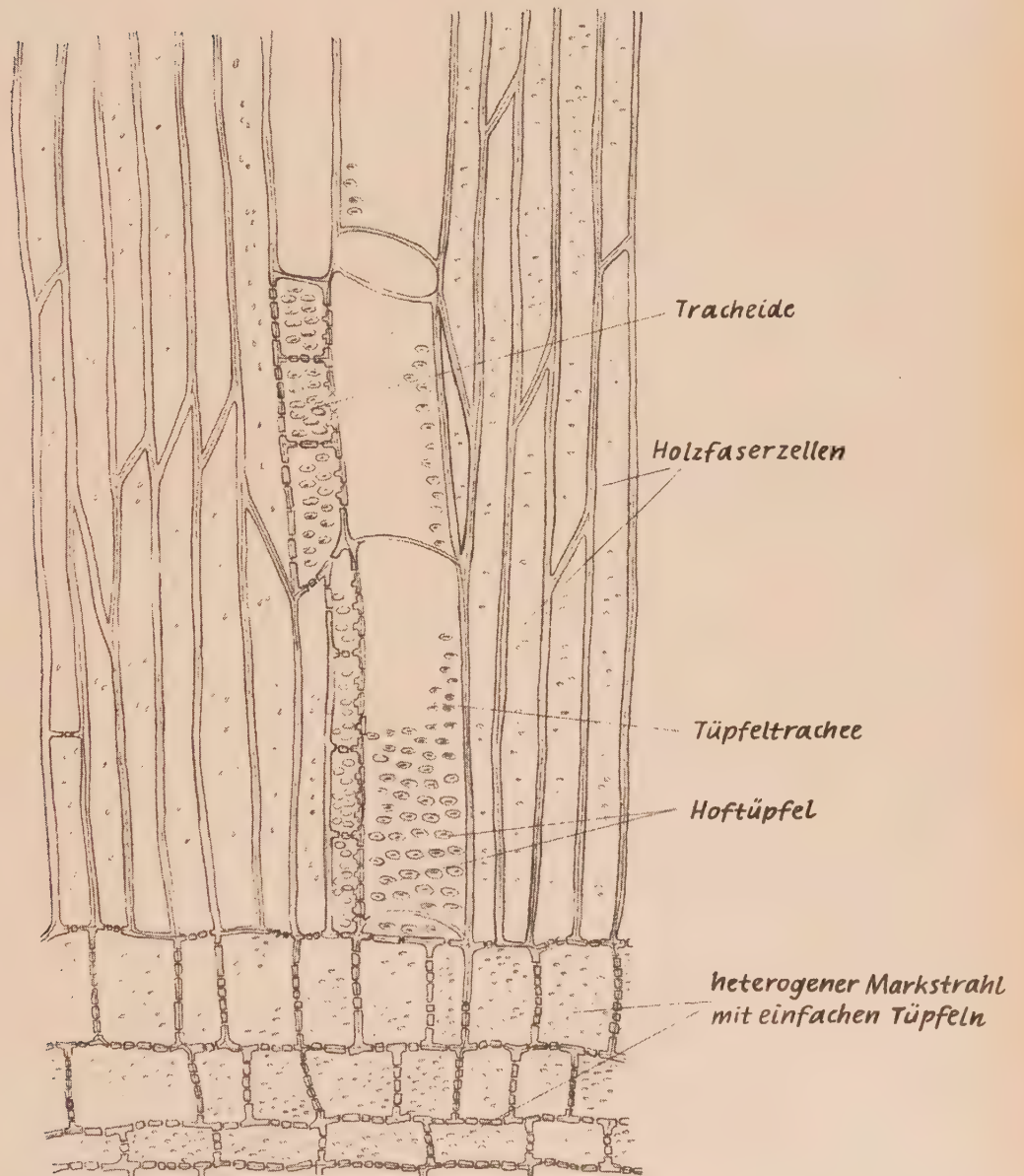


Vergrößerung: 400 x



Nr. 2 *Espeletia neriifolia*  
Radialschnitt

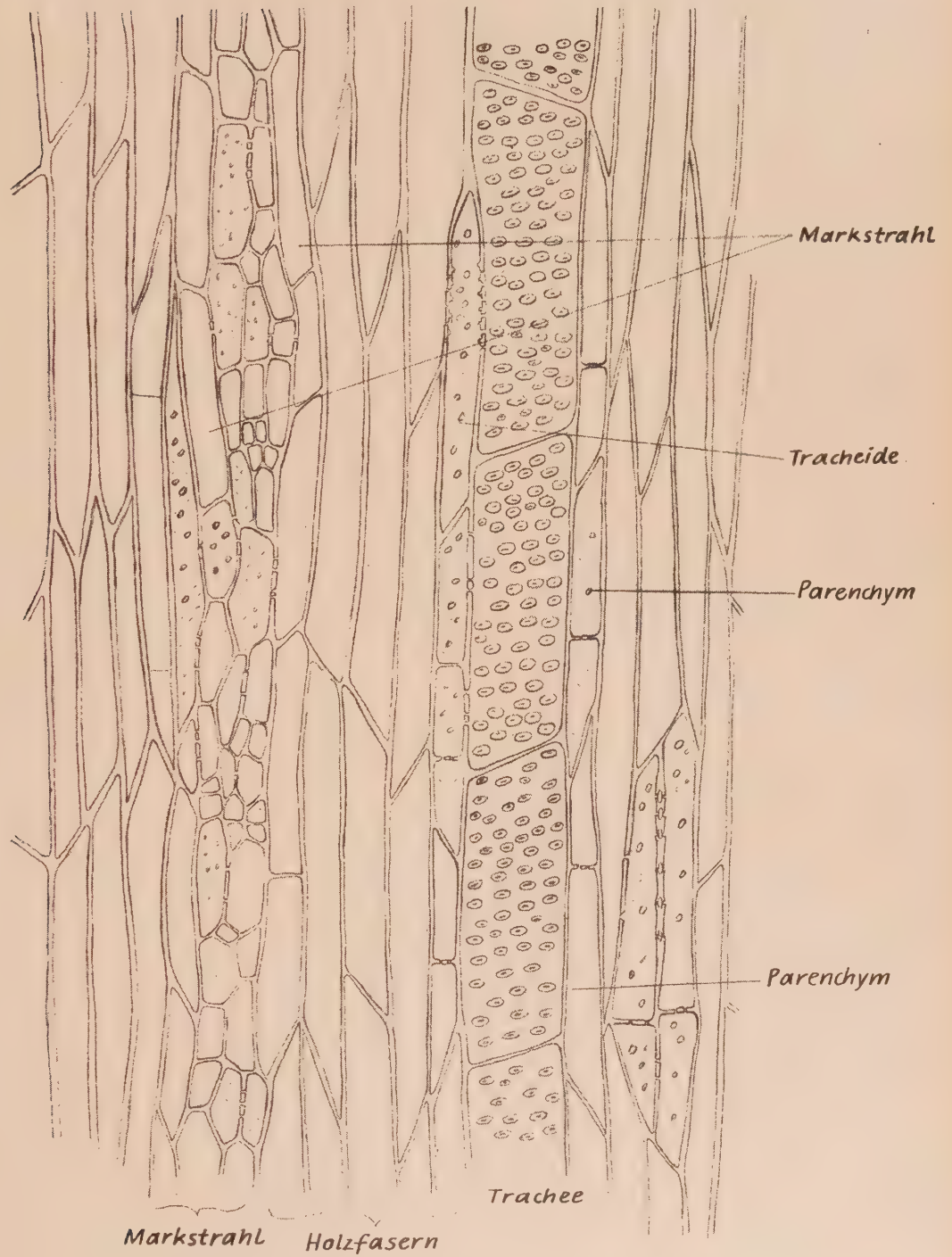
gezeichnet nach 744-facher Vergrößerung





Nr. 3 Espeletia neriifolia  
Tangentialschnitt

gezeichnet nach 740-facher Vergrößerung





### 1.) Holzfaserzellen (Libriform).

Die Holzfaserzellen bilden die Grundmasse des Holzes von *Espeletia neriifolia*. B e n ó i s t (1950) konnte in seinen Untersuchungen über "*L'Espeletia Hartwegiana*", bei dieser anderen Art der Gattung *Espeletia* eine gleiche quantitative Bedeutung des Libriforms im Verhältnis zu den übrigen Holzelementen feststellen. Es ist dies ein allgemeines Compositenmerkmal. B r e z i n a schreibt 1906: "Als mechanische Elemente fungieren im Holzkörper der Compositen in reichlicher Menge entwickelte Libriformfasern." Auch Michael war schon 1885 zu dem gleichen Ergebnis gekommen. Der maximale Durchmesser der Holzfaserzellen von *Espeletia neriifolia* ist: 12,5 - 15,6  $\mu$ .

Die Dicke der Zellwand beträgt: 3,1  $\mu$ , die Länge der Holzfasern: 350 - 560  $\mu$  (0,35 - 0,56 mm). (s. Zeichnungen Nr. 1,2 und 3, sowie Abb. Nr. 3).

### 2.) Markstrahlen.

Die Markstrahlen im Holz von *Espeletia neriifolia* zeigen heterogenen Bau. Es sind Zellplatten, die mehrere Zellreihen breit, aus parenchymatischen Zellen zusammengesetzt und mit zahlreichen, einfachen Tüpfeln versehen sind. Sie durchqueren den Holzkörper in radialer Richtung. Die stehenden Kantenzellen sind rechteckig, höher als breit und größer als die anderen Zellen des Markstrahls. Die Mittelzellen des Markstrahls sind in radialer Richtung verlängert.

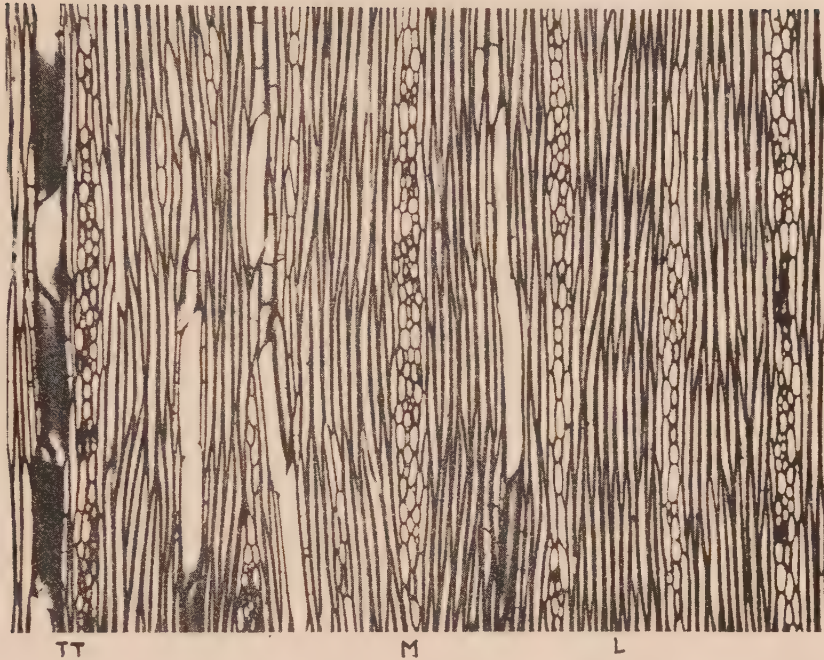
Zahl der auf 1 mm entfallenden Markstrahlen: 3 - 5

Höhe der Markstrahlen: 6 - 25 Zellreihen.



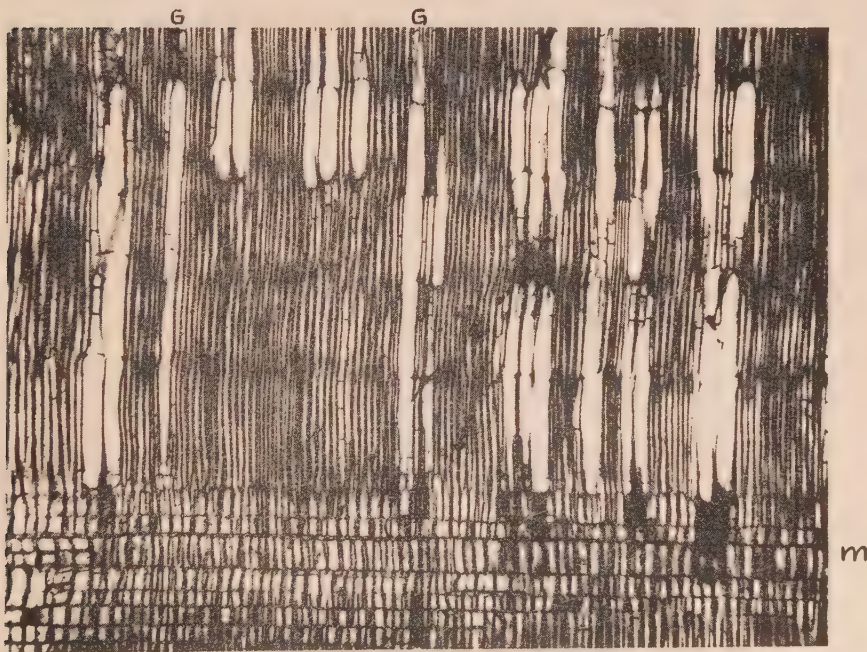
Espeletia neriifolia

Abb. Nr. 3 Tangentialschnitt  
(120 x)



TT = Tüpfeltracheen ; M = heterogener Markstrahl  
L = Libriform

Abb. Nr. 4 Radialschnitt  
(80 x)



m = heterogener Markstrahl ; G = Gefäße mit  
paratrachealem Holzparenchym



Breite der Markstrahlen: 3 - 5 Zellreihen.

Die Markstrahlen werden meist durch 10 - 18 Faserzellreihen voneinander getrennt.

Die Gefäße grenzen teilweise an die Markstrahlen.

Übereinanderstehende Markstrahlen sind häufig verschmolzen. An allen Wänden der Markstrahlzellen finden sich zahlreiche, unbehöftete Tüpfel. - (s. Zeichnungen Nr. 2 und 3, sowie Abb. Nr. 4).

Die Merkmale der Markstrahlen von *Espeletia neriifolia* entsprechen durchaus den von M i c h a e l und B r e z i n a beschriebenen Charakteristika der Markstrahlzusammensetzung bei den Compositen.

B r e z i n a beschreibt diese folgendermaßen: "Was auf den ersten Blick am Tangentialschnitt ins Auge fällt ist die ganz eigentümliche Zusammensetzung der Markstrahlen. Die mehrreihigen Markstrahlen sind in der Mitte gewöhnlich sehr breit, verschmälern sich gegen die beiden Enden zu und gehen schließlich auf kürzere oder längere Strecken in einreihige über, worauf wieder ein allmählicher Übergang dieser in mehrreihige stattfindet. Die einzelnen Zellen, welche einen solchen Markstrahl zusammensetzen, sind bezüglich ihres Baus sehr different. Die Zellen, welche die Mitte des Markstrahls bilden, sind meist von ebenermäßiger Gestalt, manchmal etwas in radialer Richtung gestreckt, also typisch entwickelt, dabei gewöhnlich von geringer Größe. Dagegen zeigen die Zellen, welche das Zentrum des Markstrahls in einer oder mehreren Lagen



umgeben, meist bedeutende Größe, ihre Höhe übertrifft bei weitem ihre Länge, sie ähneln in dieser Hinsicht dem Holzparenchym. - Es wechseln, wie man am Radialschnitt sehen kann, liegende Markstrahlzellen mit sogenannten stehenden ab, deren vertikaler Durchmesser bedeutend größer ist als der horizontale. Solch aufrechte Markstrahlzellen, die nach Kny's Terminologie als Markstrahlpalisaden bezeichnet werden~~k~~ sind im Pflanzenreich keine allzu häufige Erscheinung."

### 3.) Holzparenchym.

Nach S o l e r e d e r (1899) ist das Holzparenchym bei den Compositen vorwiegend auf die Umgebung der Gefäße beschränkt. Bei *Espeletia neriifolia* tritt das Holzparenchym ziemlich spärlich und nur paratracheal auf. Dies entspricht auch wieder den von B e n o i s t beschriebenen anatomischen Verhältnissen von *Espeletia Hartwegiana*. Das Holzparenchym von *Espeletia neriifolia* besteht größtenteils aus verhältnismäßig langgestreckten Zellen mit geraden Querwänden; zuweilen findet man auch sehr schmale Zellen, die meist nur noch geringe Plasmareste enthalten. Die Tüpfel im Holzparenchym sind einfach. In den an Gefäße grenzenden Zellwänden treten einseitige Hoftüpfel auf. (s. Zeichnungen Nr. 1 und 3 )

### 4.) Gefäße.

Die Gefäße im Holz von *Espeletia neriifolia* sind nicht stark verholzt, selten einzeln, meist in radialen Reihen von 2 - 5 Zellen angeordnet; stellenweise grenzen sie an



Markstrahlen. Die Gefäße erscheinen als weite Tracheen mit zahlreichen Hoftüpfeln und als verhältnismäßig weite, kurze Tracheiden mit behöfteten Tüpfeln und geraden Querwänden. Schmale, langgestreckte Tracheiden sind seltener. Die weiten Tracheiden dürften den von S o l e r e d e r beschriebenen Endtracheiden ähnlich sein und die gleiche physiologische Bedeutung haben. "Bei Rosaceen und Compositen wurden erweiterte Endtracheiden beobachtet. Dies sind weitleumige, entweder spiralig verdickte oder starkwandige und getüpfelte Zellen, welche sich an den Enden der Nervenleitbündel finden und als Wasserreservoir dienen."

Die Hoftüpfel liegen in engen Gefäßen in der Regel sechseckig dicht aneinander; sonst sind die Hoftüpfel zerstreut, d.h. die einzelnen Höfe treten in verschiedenen Entfernungen voneinander auf, also unregelmäßig. Bisweilen sind in manchen Gefäßen die Tüpfel auch opponiert, d.h. die Höfe bilden vorwiegend wagerechte Reihen.

Die Tracheen sind im Durchschnitt 250 - 380  $\mu$  lang und haben einen Durchmesser von 50  $\mu$  . (s. Zeichnungen Nr. 1, 2 und 3). Die meisten Gefäße haben kreisrunde bis ovale Perforationen. Bei einigen waren auch leiterförmige Gefäßdurchbrechungen (s. Abb. Nr. 5) feststellbar. In zwei Radialschnittpräparaten fand ich die auf den beiden Photographien (s. Abb. Nr. 6 und 7) dargestellten, sehr eigenartigen Gefäßperforationen. Die Anordnung der Spangen der Perforation a sieht der Form eines Daumenabdrucks sehr ähnlich. Ich untersuchte noch 50 weitere Präparate



Espeletia neriifolia

Abbildung Nr. 5

Leiterförmige Gefäßdurchbrechung  
(1200 x)





Espeletia neriifolia



Abbildung Nr. 6  
Gefäßperforation  
a  
die Anordnung der  
Spangen ist der  
Form eines Daumen-  
abdrucks ähnlich.  
(1200 x)



Abbildung Nr. 7  
Gefäßperforation  
b  
(1200 x)



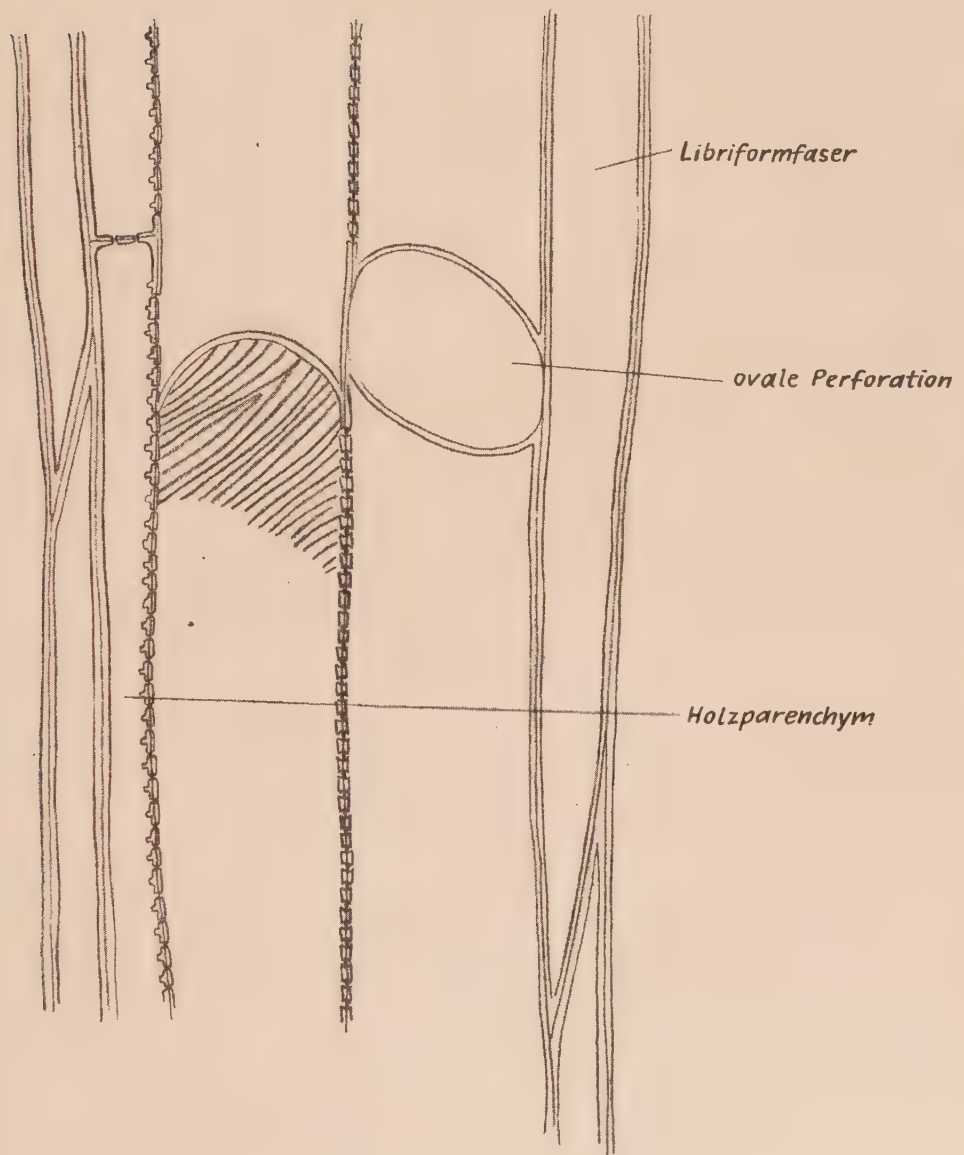
auf derartige Perforationen, konnte jedoch keine gleichen, sondern nur Übergangs- und Krüppelformen (s. Zeichnung Nr. 4) der leiterförmigen Durchbrechungen und eine der Perforation a ähnliche Gefäßdurchbrechung finden (b). Nach B r e z i n a ist die Gefäßperforierung bei den Compositen meist einfach, entweder elliptisch oder kreisrund. In einigen Fällen tritt nach dem Verfasser aber auch leiterförmige Perforation neben kreisrunder auf, was also durchaus mit den von mir bei *Espelitia neriifolia* festgestellten Verhältnissen übereinstimmt.

Auch S o l e r e d e r beschreibt leiterförmige Perforationen bei Compositen. "Besondere Formen der leiterförmigen Durchbrechungen, welche keine große systematische Bedeutung haben und gewöhnlich in demselben Holze neben einer der beiden Hauptformen der Perforation auftreten, sind folgende: die Perforationen, bei welchen sich die Halbspeichen (d.s. die den sich berührenden Endflächen zweier Gefäßzellen angehörenden Speichenteile) parallel zueinander verschieben oder gekreuzt sind; die Perforationen mit schief oder parallel zur Längsachse der Perforation angeordneten Speichen; die Krüppelformen der leiterförmigen Perforationen bei welchen die Speichen in geringer Zahl vorhanden und nur unvollständig ausgebildet sind; ferner die Perforationen deren Speichen ein zierliches Netzwerk bilden."

Es scheint sich jedoch bei der merkwürdig einem Daumenabdruck ähnelnden Perforation bei *Espelitia neriifolia* doch um eine eigenartige Sonderform zu handeln.



Nr. 4 *Espeletia neriifolia*  
Radialschnitt  
Gefäßperforation, Übergangsform  
gezeichnet nach 1200-facher Vergrößerung





#### 5.) Tüpfel.

Die Libriformzellen von *Espeletia neriifolia* weisen wenige, sehr kleine, einfache Tüpfel, die Markstrahlen eine große Zahl einfacher Tüpfel und die Gefäße sehr zahlreiche, verhältnismäßig große Hoftüpfel auf.

(s. Zeichnungen Nr. 2, 3 und 4)

#### 6.) Zuwachszonen.

Das "Frühholz" weist eine wesentlich reichere Anzahl von Gefäßen auf als das "Spätholz". Auch sind die Gefäße des "Spätholzes" mit einem Durchmesser von 10 - 40  $\mu$  deutlich kleiner als die des "Frühholzes" (Durchmesser 50 - 70  $\mu$ ); das "Frühholz" wird von englumigerem Libriform nach innen scharf abgegrenzt. Der radiale Durchmesser der Holzfaserzellen des Libriforms im "Spätholz" ist stark verkürzt. Die Zellwanddicke der "Frühholz"- und "Spätholz"elemente ist gleich. An den Zuwachszonengrenzen zeigt sich eine ringförmige Anordnung der kreisrunden bis elliptischen Gefäße; sonst liegen sie ziemlich verstreut. (s. Zeichnung Nr. 1 und Abb. Nr. 2)

#### 7.) Markgewebe.

Das Markgewebe besteht aus unverholzten, verschieden großen, parenchymatischen Zellen. Auch sind in ihm zahlreiche Harzgänge zu finden. Derartige Harzgänge werden von S o l e r e d e r in seiner "Systematischen Anatomie der Dicotyledonen" als charakteristisches Merkmal bestimmter tubuliflorer Compositen erwähnt.



P o l y l e p i s   s e r i c e a .

Die Gattung Polylepsis gehört wie Espeletia in die große Klasse der Dicotyledoneae und zwar zur Ordnung der Rosales, zur Familie der Rosaceae und der Unter-Familie der Rosoideae - Sanguisorbeae, die nach Engler und Prantl durch ihre Verbreitung nicht nur in der nördlichen gemäßigten Zone, sondern auch in den südamerikanischen Anden und in Südafrika in bemerkenswerter Weise von den anderen Rosaceen abweichen. Nach Engler und Prantl bezeichnen die Polylepsis-Arten die Grenze des Baumwuchses auf den Höhen der tropischen Anden. Die Bäume sind klein, besitzen 3-zählige oder gefiederte Blätter und grünliche Blüten in hängenden Trauben. Engler und Prantl unterscheiden etwa 10 Polylepsis-Arten in den Hochgebirgen des tropischen Südamerika.

Holzbeschreibung.

a.) Makroskopisch:

Das ziemlich harte Holz hat eine hellbraune bis dunkelbraune Farbe mit einem deutlich rötlichen Einschlag. Die ringförmigen Zuwachszonen kann man im wesentlichen gut sehen. (s. Abb. Nr. 8) Das tief dunkelbraune Mark im Inneren des Holzes ist klein. (Durchmesser  $\sim 2$  mm; Gesamtdurchmesser des Stammes  $\sim 8$  cm). Die Markstrahlen werden erst bei Lupenvergrößerung als sehr feine, dünne Striche erkennbar.

b.) Mikroskopisch:

Das Holz von Polylepsis sericea besteht aus folgenden



Polylepis sericea

Abbildung Nr. 8

Querschnitt durch den Stamm  
(natürliche Größe)



Abbildung Nr. 9

Querschnitt  
(40 x)



↑  
Mark

Rinde  
↓

Der Querschnitt zeigt Spätholz- und Frühholzbildung. An den Grenzen der Zuwachszonen sind die Gefäße ringförmig angeordnet.



Elementen: Fasertracheiden, Tracheen, Holzparenchym und Markstrahlzellen. In zahlreichen Zellen, vor allem gegen die Mitte des Holzes zu und in vielen Markstrahlen sind rötlich braune Inhaltsstoffe zu finden. (s. auch Zeichnungen Nr. 5 - 9)

B u r g e r s t e i n (1912) stellte bei einer anderen Art der Gattung *Polylepis*, *Polylepis racemosa* Ruiz et Pav., ein solches Auftreten von orange- oder ziegelroten Farbstoffen in den Markstrahlzellen fest.

#### 1.) Fasertracheiden.

Fasertracheiden mit Hoftüpfelung bilden die Grundmasse des Holzes von *Polylepis sericea*, ein typisches Merkmal fast aller holzigen Rosaceen nach S o l e r e d e r . Auch B u r g e r s t e i n beschreibt bei *Polylepis racemosa* die das Stranggewebe bildenden Tracheiden mit behöftem, oft kreuzspaltigem Porus.

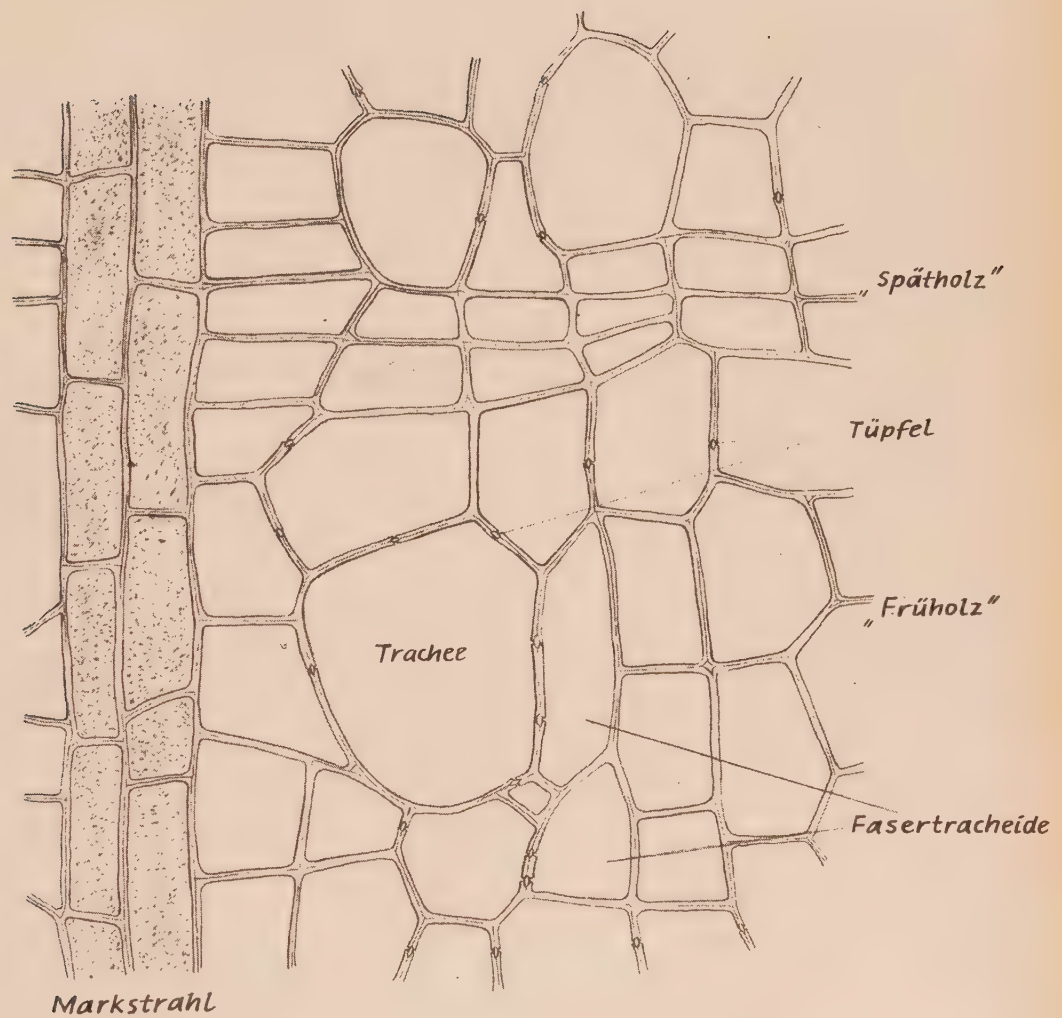
Die Fasertracheiden von *Polylepis sericea* erscheinen auf den Tangentialschnitten als beiderseits zugespitzte, dickwandige Zellen. Maximaler Durchmesser: 9,4 - 15,6  $\mu$ . Durchschnittliche Länge: 420 - 650  $\mu$  (0,42 - 0,65 mm). Dicke der Zellwand: 3,1 - 6,3  $\mu$ .

Auffallend ist, daß die verdickten Zellwände sehr deutlich getüpfelt sind (Hoftüpfel), und daß in den langgestreckten Zellen fast stets nur eine Reihe relativ weit auseinander liegender Hoftüpfel zu sehen ist. Häufig besitzen die Hoftüpfel einen kreuzspaltigen Porus. (s. Zeichnungen Nr. 5, 6 und 9, sowie Abb. Nr. 10 u. 11)



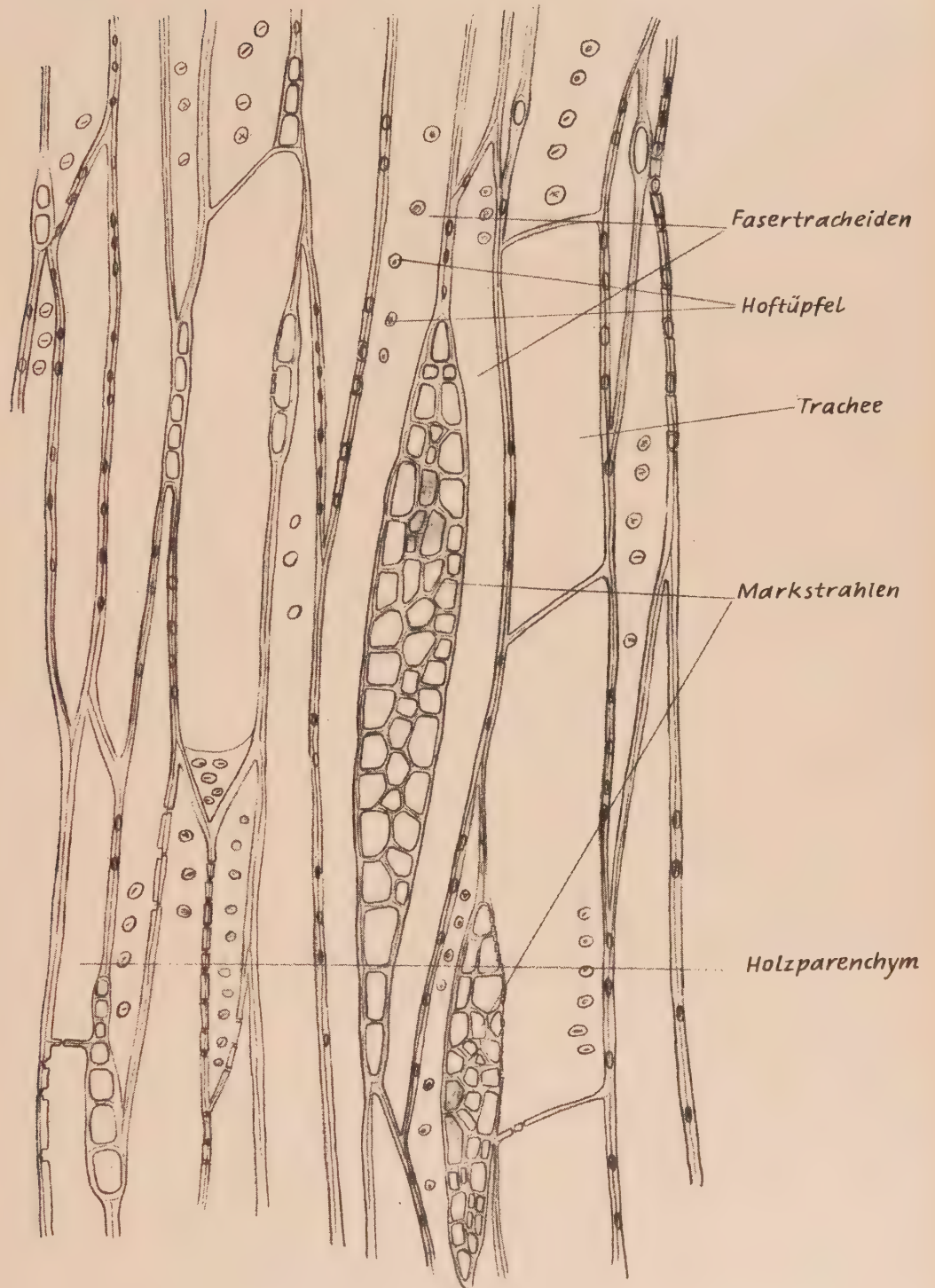
Nr. 5 *Polylepis sericea*  
Querschnitt

gezeichnet nach 400-facher Vergrößerung





Nr. 6 *Polylepis sericea*  
Tangentialschnitt  
gezeichnet nach 400-facher Vergrößerung



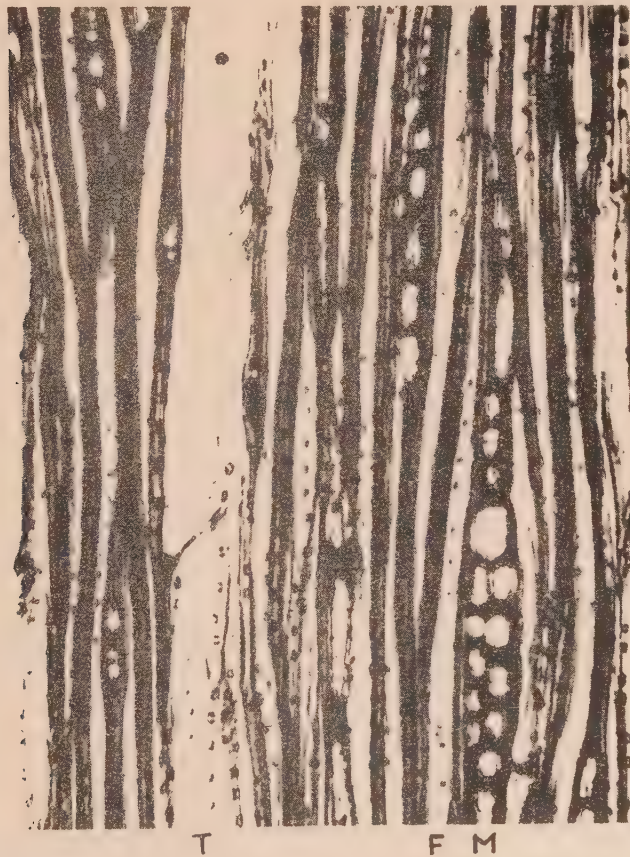


Polylepis sericea

Abbildung Nr. 10      Tangentialschnitt  
(80 x)



Abbildung Nr. 11      tangential bei stärkerer Ver-  
größerung. Fasertracheiden (450 x)



T = Tracheen ; F = Fasertracheiden  
M = Markstrahl



## 2.) Markstrahlen.

Die Markstrahlen von *Polylepis sericea* sind homogen. Sie bestehen aus parenchymatischen Zellen mit einfachen Tüpfeln und durchqueren den Holzkörper in radialer Richtung. Die Kantenzellen, sowie die mittleren, zum Teil geringfügig schmälere Zellen sind länger als breit.

Ähnlich wie bei der Eiche zeigt der Tangentialschnitt von *Polylepis sericea* zwei deutlich verschiedene Markstrahlgrößen. Neben vielen einreihigen Markstrahlen finden sich ohne Übergänge eine große Zahl wesentlich breiterer Markstrahlen. Entsprechend der Breite variiert auch die Höhe beträchtlich. Die einreihigen Markstrahlen sind im Durchschnitt 1 - 15 Zellen hoch, die mehrreihigen 10 - 26 Zellen hoch und 2 - 4 Zellen breit. (B u r g e r s t e i n beschreibt bei *Polylepis racemosa* gleichfalls ein- bis vierschichtige Markstrahlen). Auf 1 mm treffen bei *Polylepis sericea* ~ 10 - 17 Markstrahlen. Die Gefäße grenzen teilweise an Markstrahlen. (s. Zeichnungen Nr. 6 und 8, sowie Abb. Nr. 10 und 12).

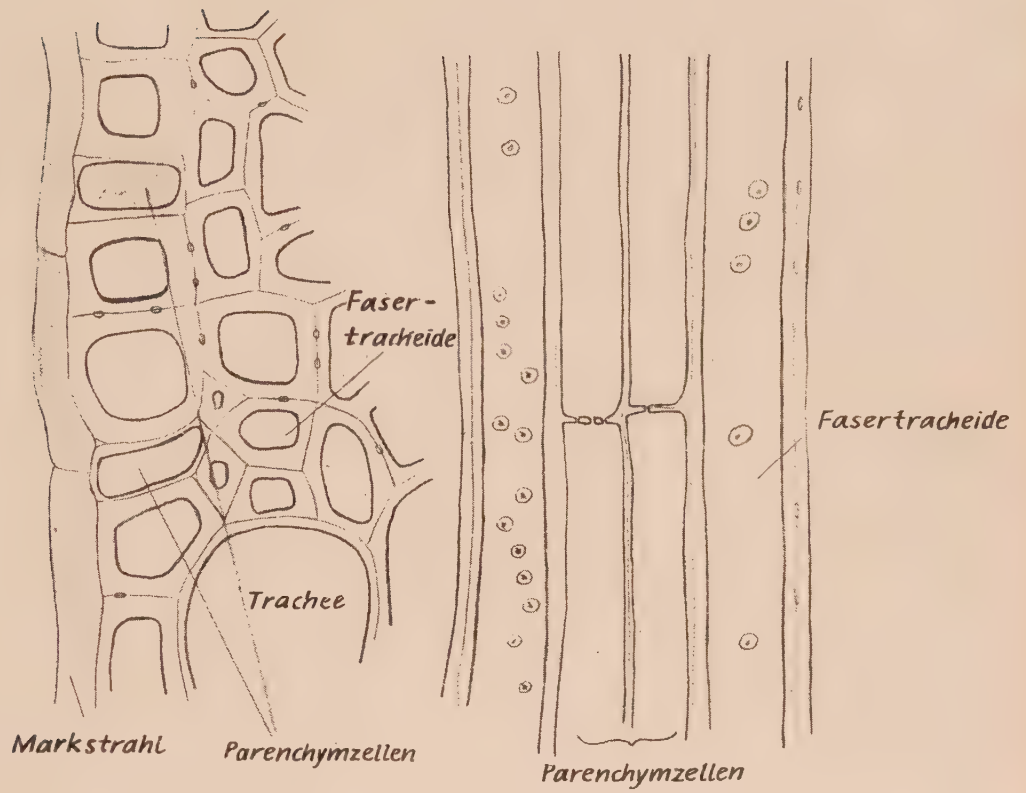
## 3.) Holzparenchym.

Die Holzparenchymzellen sind verhältnismäßig spärlich und zerstreut, also metatracheal. Gelegentlich finden sich auch paratracheale Parenchymzellen. Die an die Gefäße angrenzenden Zellwände besitzen vielfach einseitig behöftete Tüpfel, sonst einfache Tüpfel. Die Parenchymzellen sind ziemlich langgestreckt (109,3 - 234,3  $\mu$  = 0,11 - 0,23 mm), mit geraden Querwänden, die Enden



Nr. 7 Polylepis sericea  
Parenchymzellen

gezeichnet nach 400-facher Vergrößerung

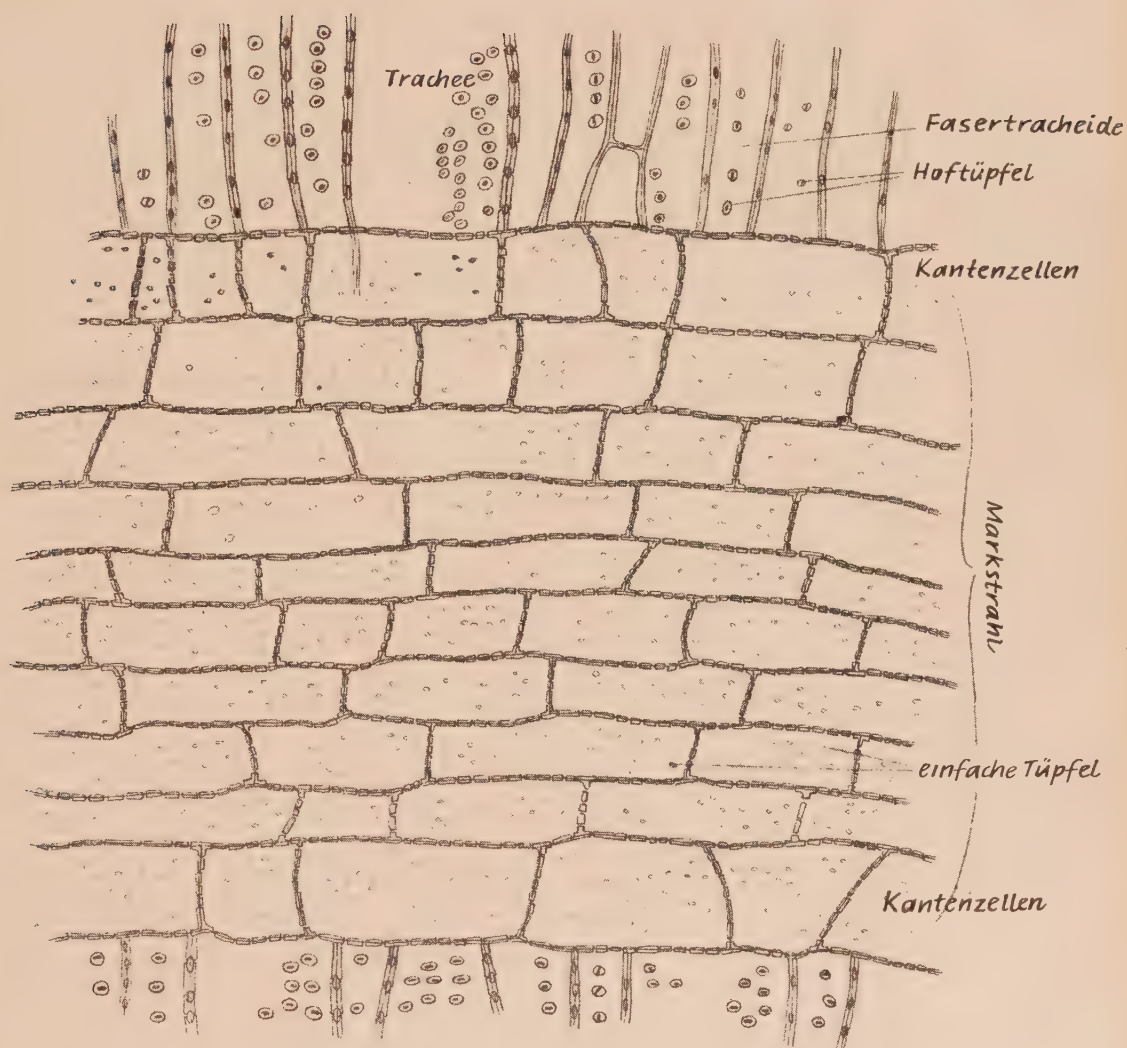


Querschnitt

Radialschnitt



Nr. 8 *Polylepis sericea*  
 Radialschnitt  
 Homogener Markstrahl  
 gezeichnet nach 400-facher Vergrößerung



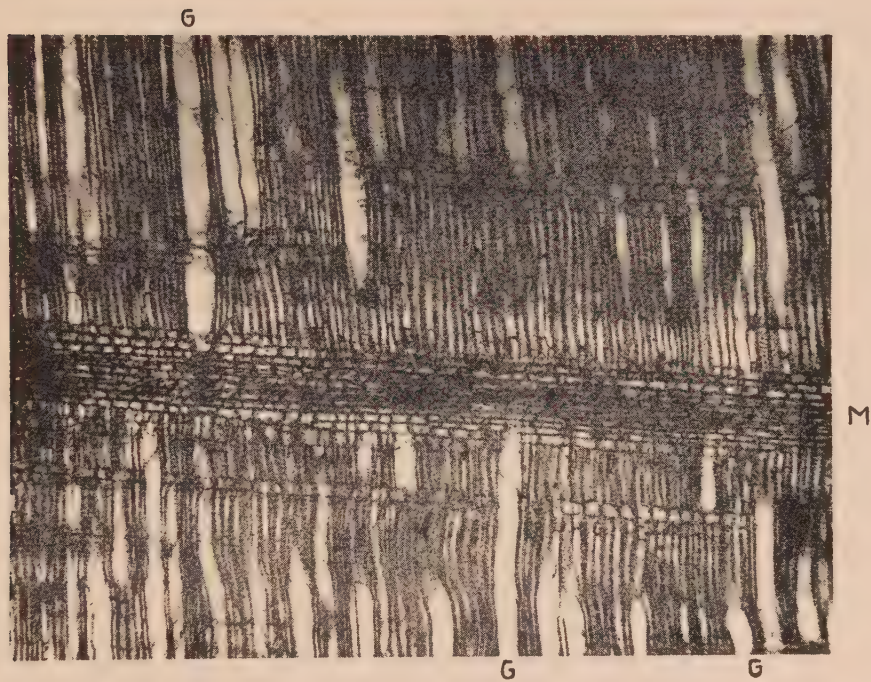


Polylepis sericea

Abbildung Nr. 12

Radialschnitt

M = homogener Markstrahl;  
G = Tracheen  
(80 x)





sind zugespitzt. Durch die wesentlich geringer verdickten Zellwände heben sie sich auf dem Querschnitt deutlich von den Fasertracheiden der Umgebung ab. (s. Zeichnungen Nr. 6 und 7).

#### 4.) Gefäße.

Die Gefäße im Holz von *Polylepis sericea* treten häufig einzeln auf, auch in Nestern und radialen Reihen von 2 - 4 Zellen. Stellenweise sind die Gefäße an Markstrahlen grenzend. Die Wände der Gefäße sind zumeist wenig verdickt. Die Tracheen haben eine Länge von 280 - 630  $\mu$  (0,28 - 0,63 mm) und einen Durchmesser von 25 - 32  $\mu$  im Durchschnitt. Die Tracheiden bilden die Grundmasse des Holzes. Beide Gefäßtypen weisen zahlreiche, große Hoftüpfel auf. Die Hoftüpfel in den Tracheen alternieren vielfach, d.h. die einzelnen Höfe sind in schiefen Reihen angeordnet; teilweise ist die Anordnung der Tüpfel auch zerstreut, die einzelnen Höfe kommen also unregelmäßig in verschiedenen Entfernungen voneinander vor. Die Gefäße haben kreisrunde bis ovale Perforationen. (s. Zeichnungen Nr. 5, 6 und 9).

#### 5.) Tüpfel.

In den Wänden der Tracheen und der Tracheiden (Fasertracheiden) sind bei *Polylepis sericea* zahlreiche, verhältnismäßig große Hoftüpfel (3,1 - 3,7  $\mu$ ) mit vielfach kreuzspaltigem Porus zu finden. Die Markstrahlen weisen einfache Tüpfel auf. (s. Zeichnungen Nr. 6, 8 und 9).



Nr. 9 *Polylepis sericea*  
Radialschnitt

gezeichnet nach 400-facher Vergrößerung



weite Trachee mit Hoftüpfeln



#### 6.) Zuwachszonen.

Im "Spätholz" ist eine deutliche Abnahme der Größe und Zahl der Gefäße zu bemerken. Die Gefäße haben dort einen durchschnittlichen Durchmesser von  $10 - 28 \mu$ , im "Frühholz" dagegen von  $40 - 50 \mu$ . An den Grenzen der Zuwachszonen sind die Gefäße ringförmig angeordnet, sonst ziemlich verstreut. An einzelnen Stellen, wo Gefäße der "Spätholz"zone an der Grenze der "Frühholz"zone liegen, lehnen sich zuweilen die Gefäße des nächsten "Frühholzes" direkt an dieselben an. Sonst treten im allgemeinen in der radialen Fortsetzung der "Spätholz"gefäße die Fasertracheiden auf, bis dann wieder die großen, weiten Gefäße des "Frühholzes" folgen. (s. Zeichnung Nr. 5, sowie Abb. Nr. 9).

#### 7.) Markgewebe.

Das Markgewebe besteht aus verschieden großen Zellen, die durch Einlagerung von bestimmten Stoffen einen hell bis tief dunkelbraunen Zellinhalt zeigen.



II. Die chemische Zusammensetzung der Gefäßinhalts-  
=====  
stoffe von *Espeletia neriifolia*.  
=====

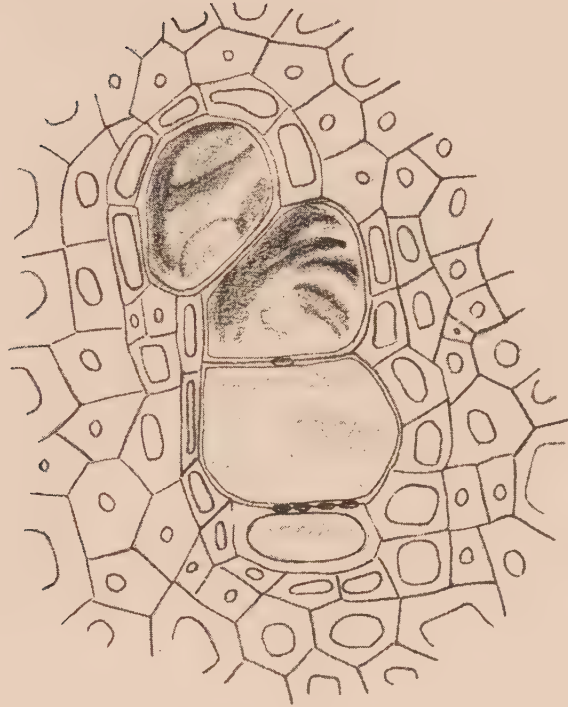
Bei meiner Untersuchung der Holzproben sind mir in zwei Stammstücken von *Espeletia neriifolia* aus verschiedenen Höhenbereichen leuchtend gelblich-braune Inhaltsstoffe aufgefallen, die in zahlreichen Gefäßen auftreten und sich mit wässriger Safraninlösung gut und intensiv anfärben ließen. (s. Zeichnung Nr. 10 und Abb. Nr. 13 u.14)

Bei M e t c a l f e and C h a l k (1950) wird ein Auftreten von "solid deposits" in den Gefäßen einzelner Compositen kurz erwähnt. Unter den dort aufgeführten Pflanzen findet sich jedoch nicht die Gattung *Espeletia*.

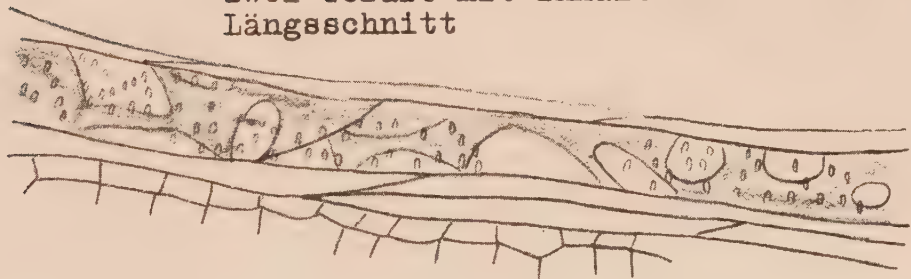
Die Verteilung der Gefäße, die Inhaltsstoffe führen, ist bei *Espeletia neriifolia* ganz regellos. Es wechseln sowohl im Früh- wie im Spätholz Stellen häufigen Auftretens mit weniger dichten Bereichen, die aber keinerlei Zusammenhang mit der ringförmigen Frühholz- und Spätholzzonenbildung erkennen lassen. Da es sich bei diesen eigenartigen Gefäßinhalten weder um Thyllen noch um Pilzbefall der Gefäße zu handeln scheint, wie zahlreiche Längs- und Querschnittpräparate zeigen, unterzog ich sie einer chemischen Untersuchung auf ihre stoffliche Zusammensetzung.



Nr. 10 *Espeletia neriifolia*  
Querschnitt  
Gefäßinhaltsstoffe



Zwei Gefäße mit Inhaltsstoffen im  
Längsschnitt





Espeletia neriifolia

Abbildung Nr. 13, Inhaltsstoffe, Nr. 3,  
Querschnitt  
(120 x)



Abbildung Nr. 14

Längsschnitt  
(120 x)





Zusammenfassende Aufstellung der Stoffe, auf welche  
die Inhaltsstoffe von Espeletia neriifolia untersucht  
wurden, und Ergebnis dieser Versuche:

+

-

Calcium

Kohlensaurer Kalk

Oxalsaurer Kalk

Fette

Zellulose

Eiweiß

Lignin

Gerbstoffe

Wundgummi

Phlobaphene

Kieselsäure

Kalium

Eisen

Mangan

Sämtliche Versuche wurden nach Molisch "Die Mikro-  
chemie der Pflanze", Jena 1923, durchgeführt.

Zur Untersuchung gelangten Holzschnitte, die nach  
etwa 18-stündigem Kochen angefertigt worden sind.

Während ein Teil der Schnitte unmittelbar nach dem  
Kochen geprüft wurde, wurde der andere Teil zunächst  
in 70 %igem Alkohol oder Aqua dest. + Thymol zur  
späteren Überprüfung der Versuchsergebnisse aufbewahrt.

Die chemischen Versuche verliefen bei sämtlichen Schnitten  
stets mit dem gleichen Ergebnis, gleichgültig, ob das Holz



unmittelbar nach dem Kochen oder erst nach längerem Aufbewahren untersucht wurde.

1.) Die positiv reagierenden Stoffe:

a.) Calcium:

α.) Nachweis als Sulfat mit 2 %iger Schwefelsäure:

Es entstanden die bei Molisch beschriebenen charakteristischen Kristallformen: Nadelbüschel, sowie gut ausgebildete Kristalle des monosymmetrischen Systems.

β.) Nachweis mit einem Gemisch von halbgesättigter Kalilauge und einer gesättigten Lösung von kohlen-saurem Kali:

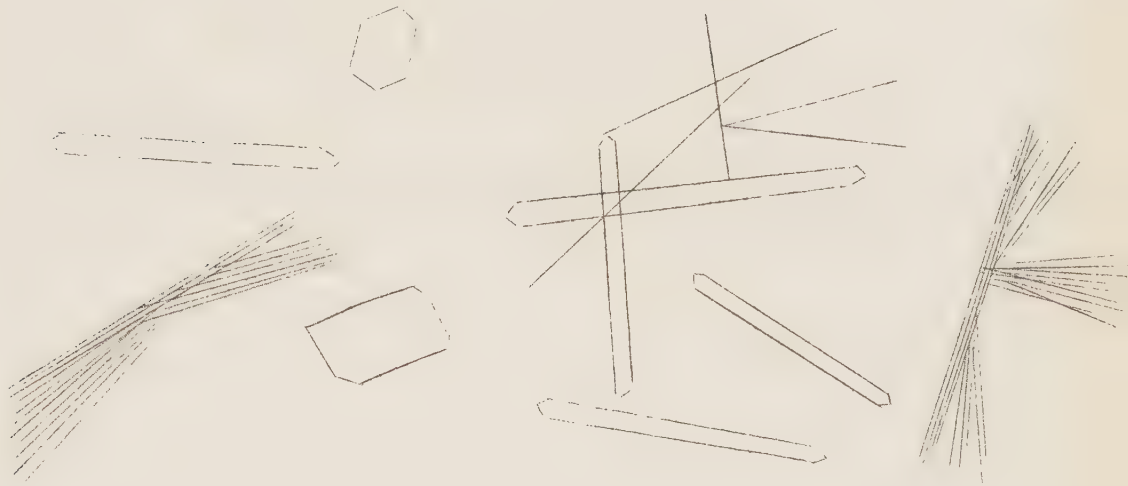
Es treten die charakteristischen, bei Molisch beschriebenen hexagonalen Plättchen oder Scheiben auf.

b.) Fette:

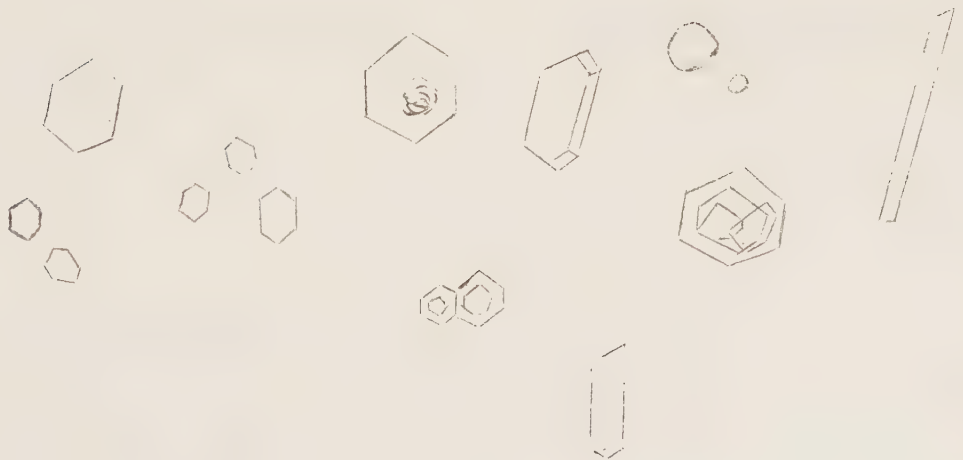
Die Inhaltsstoffe erwiesen sich als unlöslich in kaltem und heißem absoluten Alkohol, ebenso in Äther. Dagegen trat bei Behandlung der Schnitte mit Sudan - Glycerin eine zunächst schwache, nach längerem Liegen in der Lösung (etwa 1 Tag) eine deutlich rötliche Färbung der Inhaltsstoffe auf.



Die beim Calciumnachweis  $\alpha$ .) mit 2 %iger Schwefel-  
entstandenen Kristallformen: säure:



$\beta$ .) mit einem Gemisch von halbgesättigter Kalilauge  
und einer gesättigten Lösung von kohlensaurem Kali:





Wurden die Schnitte vor dem Einlegen in Sudan - Glycerin mit Javell'scher Lauge behandelt, so trat eine deutlich rote Färbung der Inhaltsstoffe schon bald nach dem Einbringen der Schnitte in das Reagens auf.

c.) Lignin:

α.) Nachweis mit Phlorogluzin + konzentrierter Salzsäure:

Ergebnis: sehr starke, violette- bis leuchtendrote Färbung der Inhaltsstoffe.

Bei allmählicher, langsamer Färbung färben sich die Gefäße mit Inhaltsstoffen deutlich zuerst an, während die übrigen Zellen sich erst etwas später färben.

β.) Nachweis mit Anilinsulfatlösung (0,1 g schwefelsaures Anilin + 10 ccm Aqua dest. + 1 Tropfen Schwefelsäure):

Ergebnis: Gelbfärbung.

(Dieser Versuch ist aber nicht eindeutig, da die Inhaltsstoffe ohnehin von gelblich-brauner Farbe sind).

γ.) Nachweis mit Indol + 1 - 2 Tropfen verdünnte

Schwefelsäure:

Ergebnis: sehr schön deutliche Rotfärbung der Inhaltsstoffe.

δ.) Behandlung mit Javell'scher Lauge:

Ergebnis: Keine Lösung der Inhaltsstoffe nach 17-stündigem Liegenlassen der zu untersuchenden Präparate in "Eau de Javelle". Es ist aber eine erhebliche Aufhellung



feststellbar. Auch beim Kochen der Präparate in "Eau de Javelle" erfolgte keine Lösung. Nach Behandlung der Präparate mit Eau de Javelle ist die Phloroglucin + Salzsäure-Reaktion jedoch nicht mehr möglich.

2.) Stoffe, die negativen Reaktionsausfall ergaben:

a.) Kohlensaurer Kalk:

Ergebnis: Mit konzentrierter Salzsäure sowie mit mäßig konzentrierter Essigsäure erfolgte keine Gasentwicklung.

b.) Oxalsaurer Kalk:

Ergebnis: Die Inhaltsstoffe erwiesen sich sowohl in Essigsäure, als auch in Salzsäure als unlöslich.

c.) Zellulose:

Ergebnis: Mit Chlorzinkjodlösung wurde keine Zellulose-reaktion erreicht.

d.) Eiweiß:

Ergebnis: Mit Borax-Karmin tritt keine Färbung der Inhaltsstoffe auf.

(Der Nachweis mit Jodglycerin ist nicht typisch, da die Inhaltsstoffe schon vor der Behandlung mit Jodglycerin gelblich-braune Färbung zeigten).

e.) Gerbstoffe:

Der Versuch wurde mit einer wässrigen, kalt bereiteten, konzentrierten Lösung von Eisenvitriol durchgeführt. Die Schnitte wurden 12 - 24 Stunden in der Lösung belassen.



Ergebnis: Es trat keine auf die Anwesenheit von Gerbstoffen hindeutende Blaufärbung auf.

f.) Wundgummi:

Der Versuch wurde nach der von Molisch empfohlenen Methode des Kochens der Präparate in Salpetersäure ausgeführt. Sowohl beim Kochen in mäßig konzentrierter, wie in konzentrierter Salpetersäure erfolgte keine Lösung der Inhaltsstoffe.

Das Ergebnis des Versuchs war also negativ.

Die Probe auf Gummi und Schleime wurde unterlassen, da die Holzstücke schon vor der Anfertigung der Schnitte mehrere Stunden in Aqua dest. lagen und gekocht wurden, wobei weder ein hochgradiges Quellen, noch eine Lösung unter Aufquellung stattgefunden hatte.

g.) Phlobaphene:

Der Versuch wurde mit p-Dimethylaminobenzaldehyd p. a. durchgeführt.

Das Ergebnis des Versuchs war negativ.

h.) Kieselsäure:

Zur Probe auf Kieselsäure wurde die von Küster vorgeschlagene, in H. Molisch angeführte Aufhellungsmethode mit Phenol angewandt, welche die Verkieselung der Membranen oder Zellinhaltsstoffe zur Anschauung bringt.

i.) Kalium:

Für den Versuch wurde eine etwa 10 %ige Platinchlorid-



lösung verwendet. Es entstanden keine  $K_2PtCl_6$ -Kristalle.

k.) Eisen:

Zur Probe auf Ferriverbindungen wurde gelbes Blutlaugensalz verwendet (eine etwa 2 %ige Blutlaugensalzlösung und etwa 5 %ige Salzsäure).

Zur Probe auf Ferroverbindungen wurde rotes Blutlaugensalz angewandt.

Beide Versuche zeigten ein negatives Ergebnis.

1.) Mangan:

Zum Nachweis von Mangan wurde die Soda-Salpeterschmelze durchgeführt.

Das Ergebnis war negativ.

3.) Ergebnis der chemischen Untersuchungen der Gefäßinhaltsstoffe von Espeletia neriifolia:

Die chemische Untersuchung der Inhaltsstoffe von Espeletia neriifolia ergab eine Zusammensetzung aus Calcium, Fetten und Lignin. Während das Auftreten von Calcium und Fetten in Gefäßinhaltsstoffen in zahlreichen Fällen beschrieben wurde, ist der positive Ausfall der Ligninreaktionen bei den untersuchten Inhaltsstoffen von Espeletia neriifolia äußerst überraschend und eigenartig. Ich habe daher gerade die Untersuchung auf Lignin besonders sorgfältig und wiederholt durchgeführt.

Nach K ü s t e r , (1951) wird Holzstoff nur in Membranen gefunden. Auf Seite 614 seiner Ausführungen weist der Verfasser darauf hin, daß Holzreaktionen ohne vor-



herige Untersuchung auf Wundgummi wegen der gleichen Reaktionsweise von Lignin und Wundgummi auf Phloroglucin + Salzsäure nicht eindeutig sind. Von Küster werden auch die Arbeiten von Hilpert und Littmann (1934) und von Friesen (1935) erwähnt, welche zeigen, daß Zuckerarten bei Behandlung mit Säuren Stoffe liefern, die die typischen "Ligninfärbungen" geben. Auch Ulrich (1955) weist darauf hin, daß eine positive Phloroglucin - Salzsäure - Reaktion noch kein völlig klarer Beweis für das Vorliegen von Verholzungstoffen ist.

Esau beschreibt (1948) ein durch Viruserkrankung verursachtes Auftreten von Gummieinlagerungen in den Gefäßen und anderen Holzzellen. Durch diese Untersuchungen kam sie zu der Ansicht, daß Gummi verschiedenartige Reaktionen, unter anderem auch Holzreaktionen gibt. Jedoch ist nicht mit Sicherheit bekannt, was Gummi überhaupt ist.

Frau Professor Esau von der Universität von Californien in Davis, wohl eine der auf diesem Gebiet erfahrensten Forscherinnen, war so liebenswürdig, auf meine Anfrage hin zu diesem Problem der Lignineinlagerung in den Gefäßen von *Espeletia neriifolia* Stellung zu nehmen. Ihr sind natürlich solide Einschlüsse in den Gefäßen von Compositen nicht unbekannt, doch verfügt auch sie, wie sie mir mitteilte, vorerst über keinerlei Unterlagen, aus denen eine solche chemische Zusammensetzung, d.h. ein Auftreten von Lignin in den Gefäßinhalten hervorginge. -



Da ein positiver Ausfall der Ligninnachweisreaktionen bei negativem Ergebnis der Wundgummiprobe für Gefäßinhaltsstoffe außerordentlich überraschend und erstaunlich ist, untersuchte auf meine Bitte Herr Dr. Eberhard Schmidt vom Institut für Holzforschung und Holztechnik der Universität München, unabhängig von meinen Versuchen, mein Holzmaterial freundlicherweise ebenfalls auf Ligninreaktionen. Auch er erhielt mit Phloroglucin und auch mit Anilinsulfat positive Reaktionen. -

Das positive Ergebnis der Ligninnachweisreaktionen sowohl mit Phloroglucin und Salzsäure, als auch mit Indol und der eindeutig negative Ausfall des Wundgumminachweises sprechen sehr dafür, daß diese Gefäßinhalte bei *Espeletia* echt ligninhaltige Einlagerungen, bezw. ein Stoffgemisch aus Lignin, Calcium und Fetten darstellen. Nach meiner Ansicht könnte es sich bei dieser Lignineinlagerung eventuell um eine Schutzreaktion handeln, da die eine Holzprobe eine abgegrenzte, annähernd ringförmige Zone von Pilzbefall in Gefäßen, Faser- und Markstrahlenzellen, die andere Probe einen tiefen, allerdings gut vernarbten und mit Rinde überwachsenen Riß aufweist. In der äußersten, jüngsten Zuwachszone treten noch fast keine Gefäßeinschlüsse auf.



### III. Die Zuwachszonenbildung

=====

#### 1.) Übersicht über die Literatur und die allgemeinen bisherigen Untersuchungsergebnisse der Jahresring- bzw. Zuwachszonenbildung bei tropischen Holzgewächsen:

Von M o l l und J a n s o n i u s (1914) wird eine Bezeichnung der Zuwachszonen von Tropenhölzern als "Jahresringe" unter folgender Begründung abgelehnt: "Bei Hölzern der gemäßigten und kalten Zone hängt die Bildung dieser Zuwachszonen mit dem Wechsel zwischen Sommer und Winter zusammen, entsprechen sie also Jahresperioden; daher der Name Jahresringe. Bei tropischen Hölzern sind Zuwachszonen wenn auch oft weniger deutlich, doch ganz allgemein vorhanden. In vielen Fällen mögen sie auch hier mit Jahresperioden übereinstimmen, aber meistens ist das nicht mit Sicherheit bekannt und bisweilen ist es sogar wahrscheinlich nicht der Fall." 1923 schreibt J o s t : "Über die Jahresringbildung bei tropischen Bäumen ist noch immer wenig bekannt." In dem 1951 herausgegebenen "Lehrbuch der Botanik" von Strasburger führt F i t t i n g zu der Frage der Jahresringbildung bei tropischen Hölzern folgendes an: "Bei Holzgewächsen mit ununterbrochener Entwicklungstätigkeit in feuchtwarmen Tropengebieten können die Jahresringe fehlen; bei vielen sind aber auch hier jahresringähnliche Zuwachszonen ausgebildet, die eine periodische Tätigkeit des Kambiums, meist eine Folge geringer periodischer Klimaschwankungen anzeigen."



Angaben über die ältesten Untersuchungsergebnisse bezüglich der Jahresringbildung bei tropischen Hölzern las ich bei U r s p r u n g in seiner Dissertation "Anatomie und Jahresringbildung tropischer Holzarten" (Basel 1900): Nach diesem Autor finden sich die ersten Untersuchungen über die Jahresringbildung in den Tropen in einer Arbeit von L i n k aus dem Jahre 1824. Nach Link zeigen auch die Bäume der warmen Gegenden Jahresringe, die jedoch weniger gut ausgeprägt sind als die Jahresringe der Holzgewächse in temperierten Zonen.

1847 kommt U n g e r zu dem gleichen Ergebnis: "Auch in der heißen Zone finden sich fast ohne Ausnahme Jahresringe, sie sind aber nirgends deutlich und scharf gekannzeichnet."

S c h a c h t (1859) weist darauf hin, daß einerseits bei vielen tropischen Gewächsen Jahresringe vorhanden sind, andererseits aber auch bei vielen tropischen Hölzern fehlen.

Auch nach de B a r y (1877) bleiben die Jahresringe als individuelle Eigentümlichkeit gänzlich aus. Die Genauigkeit der Angaben von Schacht wurde von S a n i o (1863) angezweifelt.

Alle diese ältesten Angaben verschiedener Autoren wurden von U r s p r u n g in Tabellen aufgeführt und ergänzt. Auch Ursprung stellt allerdings die absolute Richtigkeit dieser ersten Untersuchungen in Frage, "da der Ringbildung keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt wurde und die darauf bezüglichen Notizen daher auch nicht den



Anspruch auf absolute Richtigkeit beanspruchen wollen"

In den Tabellen erscheinen verschiedene Rosaceen, - jedoch keine Polylepisarten, - welche undeutlichen Ringbau aufweisen, ferner werden zahlreiche Compositen beschrieben mit keiner bis deutlicher Jahresringbildung, - unter ihnen befindet sich aber nicht die Gattung Espeletia.

Die Tabellen Ursprungs lassen eine gewisse Abhängigkeit vom Klima erkennen: bei starken klimatischen Gegensätzen sind Jahresringe vorhanden, während sie bei gleichmäßigem Klima ausgebildet sein oder fehlen können. Ursprung führt weiter aus: "Aus den bis jetzt bekannten Tatsachen geht hervor, daß in Gegenden mit stark ausgeprägten klimatischen Gegensätzen die Tätigkeit des Cambiums sich ebenso gut, wie die übrigen Lebenserscheinungen der äußeren Periodizität anpassen muß. In einem gleichmäßigen Klima, das zu jeder Zeit ein Wachstum ermöglicht, liegen die Verhältnisse naturgemäß anders."

Der Autor erwähnt ferner, daß es günstig ist, älteres Material zur Untersuchung zu verwenden, da die ersten Jahres des Baumwachstums gewisse Unregelmäßigkeiten aufweisen können.

Von Ursprung werden auch die Untersuchungen K. R e i -  
c h e s (1879) an chilenischen Holzgewächsen angeführt. (Reiches Arbeit enthält keine Untersuchungen über Polylepis und Espeletia). Aus den sorgfältigen Beobachtungen Reiches geht ebenso, wie aus Ursprungs Tabellen hervor, "daß in einem Klima, das beständiges Wachstum ermöglicht, die Periodizität des Dickenwachstums aufgegeben werden kann,



aber nicht aufgegeben werden muß, und das Fehlen der Ringbildung mit Aufgabe der Periodizität der äußeren Wachstumserscheinungen verbunden ist. Es können in demselben Klima sich Pflanzen mit und ohne Jahresringe finden."

Auch aus einer Arbeit von M o l i s c h (1879) geht dieser Einfluß des Klimas auf die Jahresringbildung sehr deutlich hervor. Molisch zeigt, daß sich bei der gleichen in verschiedenen Klimaten aufgewachsenen Art große Verschiedenheiten in der Jahresringbildung finden.

1851 weist H e e r ebenfalls auf die Anpassung der Rhythmik des pflanzlichen Organismus an das Klima hin.

W a r m i n g (1892) kommt zu einem ähnlichen Resultat.

Er zeigt, daß sich Individuen derselben Art in Bezug auf den Laubabfall je nach dem Standort verschieden verhalten können.

Nach S c h i m p e r (1898) weisen in den Tropengegenden die Lebensvorgänge der dortigen Holzgewächse eine rhythmische Abwechslung zwischen Ruhe und Wachstumsbewegung auf, da die Periodizität durch innere Ursachen bedingt sei (endonome Rhythmik) und sich erst nachträglich den äußeren Verhältnissen angepaßt habe. Das periodische Wachstum fällt in den verschiedenen Teilen eines tropischen Baumes allerdings, wie Schimper ausführt, der Zeit nach nicht immer zusammen; bei beständig günstigen Klimaverhältnissen kann die Blatt- und Blütenbildung der einzelnen Zweige eines Baumes völlig verschieden erfolgen. Daher müssen auch die periodischen Bewegungen in allen Zellen des gesamten Cambiummantels nicht notwendigerweise



zusammenfallen. Schimper vermutet deshalb, daß sich die Entstehung jener, bei Tropenhölzern häufig auftretenden, zonenartigen Abgrenzungen von der Jahresringbildung dadurch unterscheidet, daß bei letzterer der gesamte Cambiummantel, bei ersterer aber nur größere oder kleinere Teile desselben in der Periodizität der Wachstumsbewegung übereinstimmen.

Auch diese letzten Autoren sind noch bei Ursprung behandelt.

Wie schon Schimper, weist auch B ü n n i n g (1955) auf eine genetisch bedingte, innere Rhythmik in der Periodizität des Pflanzenwachstums hin. Er untersucht die Anpassung der Pflanzen an ungünstige Jahreszeiten. Wenn die Pflanzen sich mit solchen nicht passiv "abfinden", passen sie sich durch rasches, aber jederzeit reversibles Einstellen ihrer Lebenstätigkeit an. "Sie besitzen eine innere Rhythmik, in der verschiedenartige physiologische "Zustände" einander in regelmäßiger Weise abwechseln. Die genetisch festgelegte Periodik dieser Rhythmik zeigt keine Beziehung zum astronomischen Jahr. Wenn sich die Pflanze aber dem Wechsel verschiedener Jahreszeiten angepaßt hat, "lernt" sie ihre innere Rhythmik der äußeren anzugleichen, und den Phasen der inneren Rhythmik physiologische Eigentümlichkeiten zu geben, die den Gegebenheiten des betreffenden Klimas entsprechen." 1906 schreibt B r e z i n a über die Ringbildung bei tropischen Compositen: "Bei den aus den Tropen stammenden



baumartigen Compositen kann im Holzkörper wie bei unseren der Vegetationsruhe unterworfenen Holzgewächsen Zonenbildung beobachtet werden; diese Zonenbildung ist bei tropischen Pflanzen auf verschiedene Ursachen zurückführbar. Sehr häufig kommt es vor, daß die einzelnen Zonen ungleiche Ausbildung erfahren, daß sie beispielsweise nahe dem Zentrum bei weitem schwächer ausgeprägt sind als gegen die Peripherie zu, wo sie deutlich, ja scharf hervortreten. Von Jahresringen kann man bei einer derartigen Zonenbildung nicht sprechen, wohl aber muß ein Wechsel in den äußeren Lebensbedingungen eintreten, um eine derartige Erscheinung hervorzurufen."

In einer 1915 veröffentlichten Arbeit von G e i g e r betont der Verfasser die Abhängigkeit der Ringbildung von den klimatischen Einflüssen und beweist, daß die periodische Ringbildung bei *Tectona grandis* L.f. größtenteils durch die klimatischen Verhältnisse bedingt wird.

Die Abhängigkeit der Zuwachszonenbildung bei den tropischen Bäumen von klimatischen Einflüssen wird auch in der Arbeit C o s t e r s (1927) deutlich. Daneben wird von Coster die Abhängigkeit der Zonenbildung vom Standort, d.h. von den Bodenverhältnissen hervorgehoben. Die Periodizität und die Zonenbildung am Holz ist im allgemeinen umso stärker ausgeprägt, je ärmer und trockener der Boden ist. - Der Verfasser kommt zu der Hypothese, daß die Laubtätigkeit Dickenwachstum verursacht, und zwar wahrscheinlich durch Bildung von Hormonen. Die Zuwachs-



ringe sind zwar eine Folge der Laubperiodizität, aber keine zwingende, denn sie können bei zeitweise kahlstehenden Bäumen auch fehlen. Die Mehrzahl der Arten, die bei ungleichmäßigem Klima charakteristische Zuwachszonen haben, bilden sie auch bei gleichmäßigen Außenbedingungen, wenn auch in diesem Fall die Zonen weniger deutlich sind. Die Entstehung von Frühholz steht nach Coster in ursächlichem Zusammenhang mit dem Austreiben der Knospen, die des Spätholzes mit der Tätigkeit der erwachsenen Blätter.

F r a n c i s kommt 1928 zu folgendem Ergebnis: Bei allen untersuchten Stämmen wurden abwechselnde Zonen von Weit- und Engholz festgestellt, die jedoch nicht die Regelmäßigkeit und scharfe Abgrenzung zeigen, die man bei den Jahresringen europäischer und nordamerikanischer Hölzer findet. Bei älteren Exemplaren ist die Abgrenzung der Zuwachszonen schärfer als bei jüngeren, rasch wachsenden. Häufig sind einzelne Ringe nicht ringsum gleichmäßig ausgebildet oder nur ganz unscharf hervortretend. In milden Wintern findet keine Unterbrechung, sondern nur eine Verlangsamung des Wachstums statt.

(Das untersuchte Material stammt nicht direkt aus dem tropischen Gebiet, sondern aus der subtropischen Zone - Niederschläge 1000 - 2000 mm/Jahr, Temperaturen 6° bis 30° -; ich wollte aber der Vollständigkeit wegen die Resultate dieser Arbeit dennoch anführen).

Ich möchte noch eine weitere Arbeit erwähnen, die sich ebenfalls nicht mit der Bildung von Zuwachszonen in



tropischen Gebieten befaßt, aber doch von Interesse sein dürfte, da sie sich mit einem Faktor beschäftigt, der in den übrigen Untersuchungen bisher nicht in Betracht gezogen wurde. - Leider konnte auch ich diesen Faktor nicht berücksichtigen, da es mir nicht bekannt war, ob es sich bei dem von mir untersuchten Material um fruchtende bzw. nichtfruchtende Bäume handelt.-

In seiner Arbeit aus dem Jahr 1953 "Über den Einfluß des Fruchtens auf die Struktur des Jahresringes bei der Fichte" stellt der russische Autor D a n i l o v folgendes fest: "Bei stark fruchtenden Bäumen erfolgt eine Abnahme der Ringbreite um 40 %, und selbst im nächsten Jahr ist sie noch um 25 % geringer als bei nichtfruchtenden Bäumen."

Zum Schluß sei auf ein Referat von G l o c k aus dem Jahr 1955 über "Zuwachsringe und Klima" verwiesen. Der Verfasser gibt einen umfassenden Überblick über die zahlreichen Bemühungen um eine Auswertung von Jahresringen in klimatischer Hinsicht.

## 2.) Klima:

Das Klima übt einen entscheidenden Einfluß auf die Ausbildung der Zuwachszonen bei den Tropenhölzern aus, wenn es wohl auch nicht wie bei der Jahresringbildung in der gemäßigten und kalten Zone der alleinige, ausschlaggebende Faktor ist, da sich in den Tropen durchaus ein Nebeneinander von Holzgewächsen mit und ohne Zuwachszonenbildung findet. Ich möchte daher kurz auf die klimatischen



Verhältnisse in Venezuela eingehen. Dabei muß ich mich freilich auf ganz allgemeine Angaben beschränken, da genaue klimatische Daten aus dem Vegetationsbereich des von mir untersuchten Pflanzenmaterials fehlen; dort gibt es leider bis jetzt noch keine zuverlässigen Wetterbeobachtungsstationen.

Das Klima in Venezuela ist im wesentlichen tropisch - heiß. Im Tiefland herrscht eine Durchschnittstemperatur von etwa  $28^{\circ}\text{C}$ . Im Gebirge, dessen charakteristische Vegetationsformation neben Buschland die tropischen Bergwälder, die Heimat von *Polylepis sericea* und *Espeletia neriifolia* sind, ist das Klima gemäßigt, über 2000 m kühl, bei geringen bis mäßigen Niederschlägen und einer etwa halbjährigen Trocken- und Regenzeit.

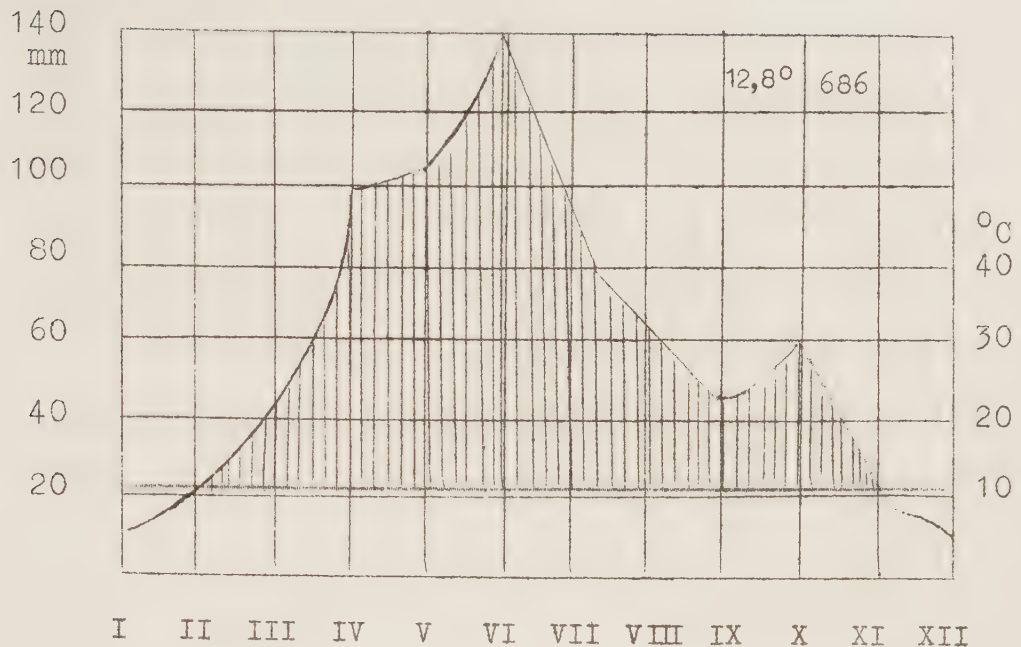
Einer Arbeit von P a n n i e r (1956) konnte ich noch folgende Angaben entnehmen: Der Verfasser benützt die Methode des Klimatogramms zur Darstellung der klimatischen Verhältnisse in verschiedenen Gebieten von Venezuela. Die Methode des Klimatogramms beruht darauf, daß die Kurven des Niederschlags und der Temperatur so in ein Diagramm gezeichnet werden, daß  $10^{\circ}\text{C}$  Temperatur 20 mm Niederschlag entsprechen.

Für das Gebiet der Anden in einer Höhe von  $\sim 4000$  m, dem Vegetationsgebiet der von mir untersuchten *Polylepis sericea* und *Espeletia neriifolia*, sei nebenstehendes Klimatogramm von Mucuchies aus Panniers Arbeit angeführt:



(Fig. 14, S.63)

Mucuchies (4221 m)



Die Regenzeit beginnt nach den Angaben Panniers gegen Ende März, die Niederschlagsmenge steigt im April auf über 100 mm und erreicht im Juni mit 140 mm ihr Maximum. In den folgenden Monaten sinken diese Werte wieder ab bis auf etwa 45 mm anfangs September, um bis Oktober noch einmal leicht anzusteigen. Im November beginnt dann die Trockenzeit.

Der Humiditätsgrad,<sup>x)</sup> d.h. das Verhältnis zwischen Regen- und Trockenzeit beträgt in den Anden in einer Höhe von 4221 m 15,1, die Durchschnittstemperatur 12,8°C und die Niederschlagsmenge 686 mm. Wie aus dem Klimatogramm ersichtlich wird, tritt in den Monaten November, Dezember, Januar und Februar eine eindeutige Trockenzeit auf. "Sowohl in der kalten wie in der subalpinen "Paramozone" läßt das Jahresklima trotz hohem Humiditätsgrad wieder kurzfristige Trockenzeiten erkennen."

x) Humiditätsgrad = Feuchtigkeitsgrad



Nach den von G o n z a l e z (1948) dargestellten klimatischen Daten, die mir freundlicherweise von Herrn Professor Dr. Karl Mägdefrau überlassen wurden, scheinen die Werte des angeführten Klimatogramms teilweise nur annähernd zuzutreffen. Während die Angaben beider Autoren über die Gesamtniederschlagsmenge und über die Niederschlagsmengen in den Monaten April bis August übereinstimmen, zeigen die Beobachtungen von Gonzalez über die Niederschlagsmengen in den Monaten September, Oktober, November und März Werte, die von den Angaben Panniers gering abweichen. Die von Gonzalez für die Paramoregion ermittelten Werte lassen ebenfalls wieder die deutlich ausgeprägte Regen- und Trockenzeit erkennen. Die eigentliche Regenzeit beginnt jedoch im Gegensatz zu den Ausführungen Panniers erst im April.

Paramo de Mucuchies: (Beobachtungen 1942 - 1946):

Niederschläge in mm:

| Jan. | Febr. | März  | April | Mai  | Juni       |
|------|-------|-------|-------|------|------------|
| 7    | 5     | 24    | 105   | 108  | 143        |
| Juli | Aug.  | Sept. | Okt.  | Nov. | Dez.       |
| 99   | 70    | 74    | 15    | 32   | 9          |
|      |       |       |       |      | Summe: 681 |



### 3.) Methode zur Untersuchung der Zuwachsringe:

Die in den nächsten Abschnitten dargestellten Untersuchungsergebnisse über die Zuwachszonenbildung bei *Espeletia neriifolia* und *Polylepis sericea* erarbeitete ich nach folgender Methode: Von den mir zur Verfügung stehenden zehn verschiedenen Holzproben wurden Stammquerschnitte von etwa 2 - 3 cm Dicke angefertigt und nach vorherigem kurzen Einlegen in Alkohol zur Verdrängung der in den Gefäßen befindlichen Luft, etwa 36 Stunden in destilliertem Wasser gekocht. Das Kochen war notwendig, um die ziemlich harten Hölzer zu erweichen, sodaß sie mit dem Mikrotom geschnitten werden konnten. Von jeder Holzprobe fertigte ich mit einem von Kisser entwickelten Hartschnitt-Mikrotom die Firma Reichert/Wien jeweils Quer-, Radial- und Tangentialschnitte von etwa 30  $\mu$  Dicke an. Diese Schnitte färbte ich mit wässriger Safraninlösung und bettete sie in Euparal ein. Der Abstand der Zuwachszonen auf den Querschnitten wurde in einem Durchlichtmikroskop mit Spezialtisch der Firma Leitz/Wetzlar (Okular 6 x , Objektiv 1) gemessen und in halblogarithmischen Kurven (Lit.: Müller - Stoll, 1951) aufgetragen, aus denen das Verhalten der Ringbildung in den einzelnen Jahren abgelesen werden kann. 17,5 Skalenteile auf dem logarithmischen Papier entsprechen 1 mm. Zu jeder Messung nahm ich am gleichen Präparat noch 2 Kontrollmessungen vor.

### 4.) Untersuchung der Zuwachszonenbildung bei *Espeletia neriifolia* an der andinen Baumgrenze in 4000 m Höhe:

Die schon mit bloßem Auge auf dem Stammquerschnitt gut



Espeletia neriifolia

| Nr. | Jahr | R <sub>1</sub> | Nr. a | R <sub>2</sub> | Nr. b |
|-----|------|----------------|-------|----------------|-------|
| 0   | 1922 |                | 16    |                | 65    |
| 1   | 1923 |                | 14    |                | 14    |
| 2   | 1924 |                | 15    |                | 14    |
| 3   | 1925 |                | 16    |                | 15    |
| 4   | 1926 |                | 18    |                | 15    |
| 5   | 1927 |                | 15    |                | 19    |
| 6   | 1928 |                | 10    |                | 11    |
| 7   | 1929 |                | 11    |                | 12    |
| 8   | 1930 |                | 11    |                | 15    |
| 9   | 1931 |                | 13    |                | 15    |
| 10  | 1932 |                | 14    |                | 17    |
| 1   | 1933 |                | 19    |                | 16    |
| 2   | 1934 |                | 13    |                | 15    |
| 3   | 1935 |                | 14    |                | 11    |
| 4   | 1936 |                | 11    |                | 12    |
| 5   | 1937 |                | 12    |                | 11    |
| 6   | 1938 |                | 8     |                | 7     |
| 7   | 1939 |                | 9     |                | 10    |
| 8   | 1940 |                | 10    |                | 15    |
| 9   | 1941 |                | 9     |                | 12    |
| 20  | 1942 |                | 6     |                | 7     |
| 1   | 1943 |                | 19    |                | 20    |
| 2   | 1944 |                | 15    |                | 18    |
| 3   | 1945 |                | 19    |                | 20    |
| 4   | 1946 |                | 10    |                | 13    |
| 5   | 1947 |                | 25    |                | 11    |
| 6   | 1948 |                | 21    |                | 13    |
| 7   | 1949 |                | 28    |                | 19    |
| 8   | 1950 |                | 23    |                | 23    |
| 9   | 1951 |                | 20    |                | 15    |
| 30  | 1952 |                | 5     |                |       |

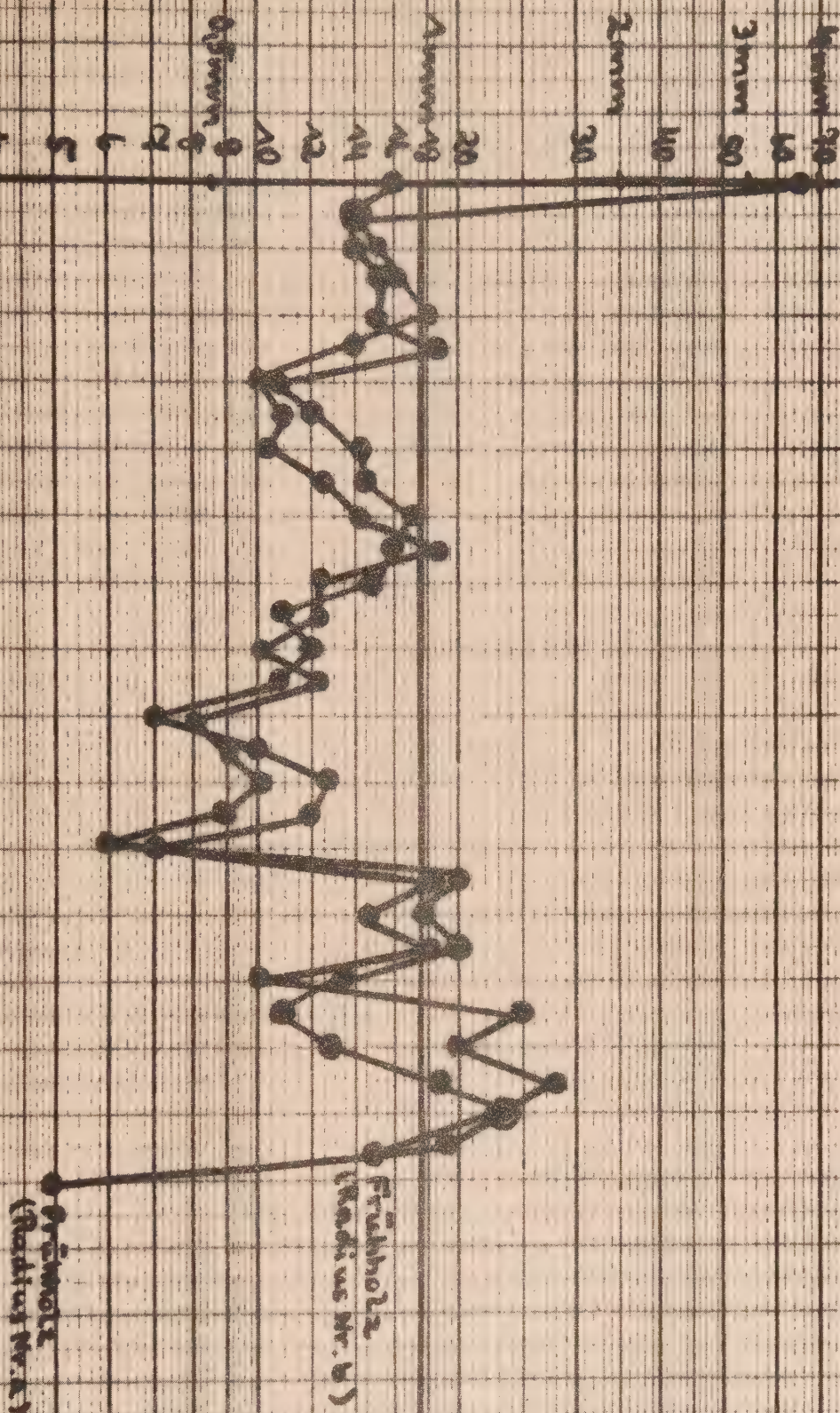


8kt.

1328

13,5 SKt. = 1mm

# Epileptia Radius Nr. a. und Radius Nr. b





sichtbare Bildung von Zuwachszonen (Abb. S.5) ist durch das Aneinandergrenzen von weitleumigerem "Frühholz" und englumigerem "Spätholz" auch im mikroskopischen Bild deutlich erkennbar. Die Zuwachszonen sind meist ringförmig, nicht immer konzentrisch um das Mark verlaufend. Die zahlreicheren und größeren Gefäße des "Frühholzes" sind von englumigerem Libriform nach innen deutlich abgegrenzt. Die Gefäße des "Spätholzes" sind wesentlich kleiner als die des "Frühholzes." Die Farbe des Holzes ist hell bis dunkler bräunlich-grau.

Die mikroskopische Untersuchung des Schnittes Nr. a ergab 30 Ringe, was bei einer Abhängigkeit von der jährlichen Trocken- und Regenperiode einem Alter von  $\sim 30$  Jahren entsprechen müßte. Die Breite der Zuwachszonen schwankt zwischen 1,7 mm und 0,4 mm. Der Hauptverlauf der Kurve liegt unter der 1 mm - Grenze.

Zur Kontrolle wurde noch ein an einer anderen Stelle des gleichen Stammstückes von Espeletia entnommener Querschnitt gemessen, Schnitt Nr. b:

Trotz mehrmaliger genauester Kontrollmessungen an Schnitt Nr. a und Nr. b waren die Kurven nicht ganz in Übereinstimmung zu bringen. Bei Nr. b waren nur 29 Ringe erkennbar, was darauf hindeutet, daß die Ringbildung nicht stets geschlossen um das Mark verläuft, sondern, daß auch einzelne nicht ringsum gleichmäßig ausgebildete Zuwachszonen vorhanden sein müssen.

Auffallend ist bei Kurve Nr. b der sehr starke Zuwachs von fast 4 mm im ersten Jahr.



Die beiden Kurven weisen in ihrem Verlauf zwar, wie schon erwähnt, keine vollkommene, aber bei Betrachtung ihres Gesamtbildes doch eine gut brauchbare Übereinstimmung auf.

Dies tritt besonders bei einem Vergleich der charakteristischen, in beiden Kurven sehr deutlich ausgeprägten Minimalwerte der Jahre 6, 16, 20, 22 und der Maximalwerte in den Jahren 18, 21, 23 hervor. Zwischen dem 24. und dem 25. Jahr wäre eventuell eine fehlende Ringbildung zu suchen. Auch muß die Möglichkeit einer mehrmaligen Ringbildung in einem Jahr in Betracht gezogen werden. Partieller Blattverlust, durch schädigende Einflüsse verursacht, könnte zu einer Neubelaubung und erneuten Frühholzbildung geführt haben.

Die Gegenläufigkeit beträgt insgesamt 23 %, die Übereinstimmung also 77 %.

In den Jahren 1938 - 1942 zeigen die Kurven der beiden Espeletiaradien einen auffallend kleinen Zuwachs. Leider sind für diese Jahre keine Klimaangaben von Mucuchies (4221 m), dem Vegetationsbereich meiner in etwa 4000 m Höhe gewachsenen Holzprobe vorhanden. - Da in Venezuela auf verhältnismäßig engem Raum ziemlich große Klimaunterschiede bestehen, sind auch aus den entsprechenden Klimabeobachtungen (Temperatur, Sonneneinstrahlung, Niederschläge) für Merida (1630 m) keine Angaben zu entnehmen, die durch ihr besonderes Abweichen von den Normalwerten einen Hinweis geben könnten für die Ursache jener geringen Zuwachsbildung.



5.) Untersuchung der Zuwachszonenbildung bei Polylepis sericea (Material ebenfalls aus einer Höhe von 4000 m):

Bei der makroskopischen Betrachtung eines Querschnittes durch das rötlich bis dunkelbraune Holz von Polylepis sericea ist die Ausbildung von Zuwachszonen im Vergleich mit Espeletia weniger ins Auge fallend, aber dennoch deutlich erkennbar. Im mikroskopischen Bild sieht man eine gut abgegrenzte Ringbildung. Da das Holz von Polylepis sehr widerspänig ist, verlaufen die Zonen vielfach nicht gleichmäßig konzentrisch um das Mark. Sie werden gebildet von einer Anhäufung mehrerer und meist größerer Gefäße im sogenannten "Frühholz" und sind von englumigeren Zellen nach innen abgegrenzt.

Nach außen, zur Rinde zu, werden die Zuwachszonen (vor allem auf dem Radius Nr. B) sehr eng und ihre Abgrenzung ist zum Teil nicht ganz genau feststellbar.

Bei der mikroskopischen Untersuchung des Schnittes Nr. A zählte ich 44 Ringe. Die Breite der Zuwachszonen schwankt zwischen  $\sim 0,4$  mm und 1,5 mm. Wie bei Espeletia liegt auch bei Polylepis der Hauptverlauf der Kurve unter der 1 mm - Grenze.

Zur Kontrolle wurde bei Polylepis ebenfalls von einer anderen Stelle des Stammstückes ein zweiter Querschnitt angefertigt und der Verlauf der Zuwachszonen auf diesem Radius untersucht: Schnitt Nr. B bzw. Radius Nr. B:

Entsprechend dem Schnitt Nr. A konnte ich auch bei dem Kontrollschnitt Nr. B 44 Zuwachsringe feststellen. Der Vergleich der halblogarithmischen Kurven der Zuwachszonen



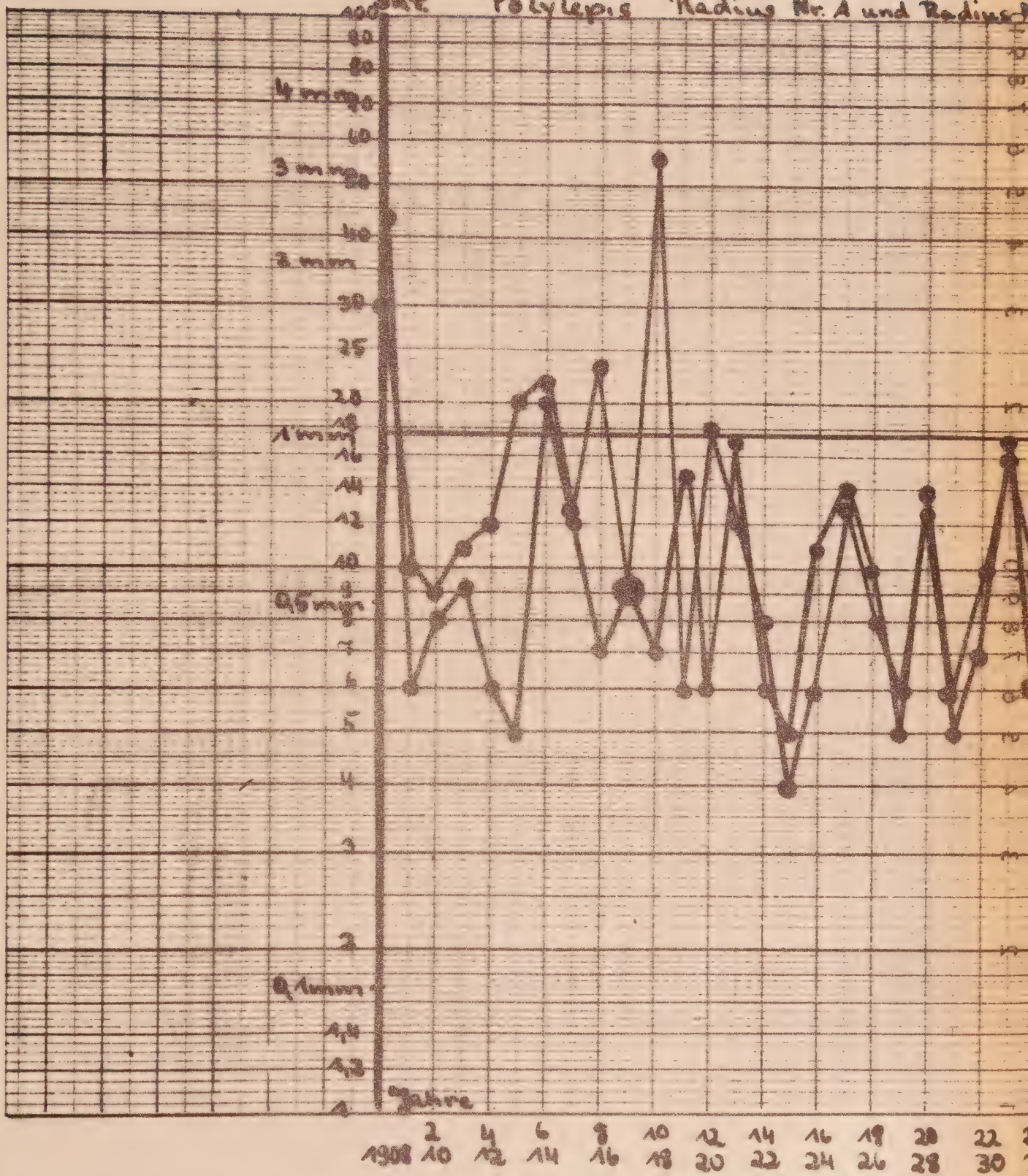
*Polylepis sericea*

| Nr. | Jahr | R <sub>1</sub> | Nr. A | R <sub>2</sub> | Nr. B |
|-----|------|----------------|-------|----------------|-------|
| 0   | 1908 |                | 43    |                | 31    |
| 1   | 1909 |                | 6     |                | 10    |
| 2   | 1910 |                | 8     |                | 9     |
| 3   | 1911 |                | 9     |                | 11    |
| 4   | 1912 |                | 6     |                | 12    |
| 5   | 1913 |                | 5     |                | 20    |
| 6   | 1914 |                | 20    |                | 21    |
| 7   | 1915 |                | 12    |                | 13    |
| 8   | 1916 |                | 7     |                | 23    |
| 9   | 1917 |                | 9     |                | 9     |
| 10  | 1918 |                | 7     |                | 59    |
|     |      |                |       |                |       |
| 11  | 1919 |                | 15    |                | 6     |
| 12  | 1920 |                | 6     |                | 18    |
| 13  | 1921 |                | 17    |                | 12    |
| 14  | 1922 |                | 6     |                | 8     |
| 15  | 1923 |                | 5     |                | 4     |
| 16  | 1924 |                | 11    |                | 7     |
| 17  | 1925 |                | 14    |                | 13    |
| 18  | 1926 |                | 10    |                | 8     |
| 19  | 1927 |                | 5     |                | 6     |
| 20  | 1928 |                | 13    |                | 14    |

| Nr. | Jahr | R <sub>1</sub> | Nr. A | R <sub>2</sub> | Nr. B |
|-----|------|----------------|-------|----------------|-------|
| 21  | 1929 |                | 5     |                | 6     |
| 22  | 1930 |                | 7     |                | 10    |
| 23  | 1931 |                | 17    |                | 16    |
| 24  | 1932 |                | 6     |                | 10    |
| 25  | 1933 |                | 10    |                | 7     |
| 26  | 1934 |                | 23    |                | 6     |
| 27  | 1935 |                | 26    |                | 9     |
| 28  | 1936 |                | 25    |                | 11    |
| 29  | 1937 |                | 23    |                | 7     |
| 30  | 1938 |                | 8     |                | 4     |
|     |      |                |       |                |       |
| 31  | 1939 |                | 6     |                | 5     |
| 32  | 1940 |                | 8     |                | 20    |
| 33  | 1941 |                | 8     |                | 4     |
| 34  | 1942 |                | 10    |                | 5     |
| 35  | 1943 |                | 15    |                | 5     |
| 36  | 1944 |                | 6     |                | 3     |
| 37  | 1945 |                | 10    |                | 4     |
| 38  | 1946 |                | 17    |                | 7     |
| 39  | 1947 |                | 8     |                | 9     |
| 40  | 1948 |                | 9     |                | 8     |
|     |      |                |       |                |       |
| 41  | 1949 |                | 12    |                | 7     |
| 42  | 1950 |                | 11    |                | 5     |
| 43  | 1951 |                | 10    |                | 10    |
| 44  | 1952 |                | 10    |                | 10    |

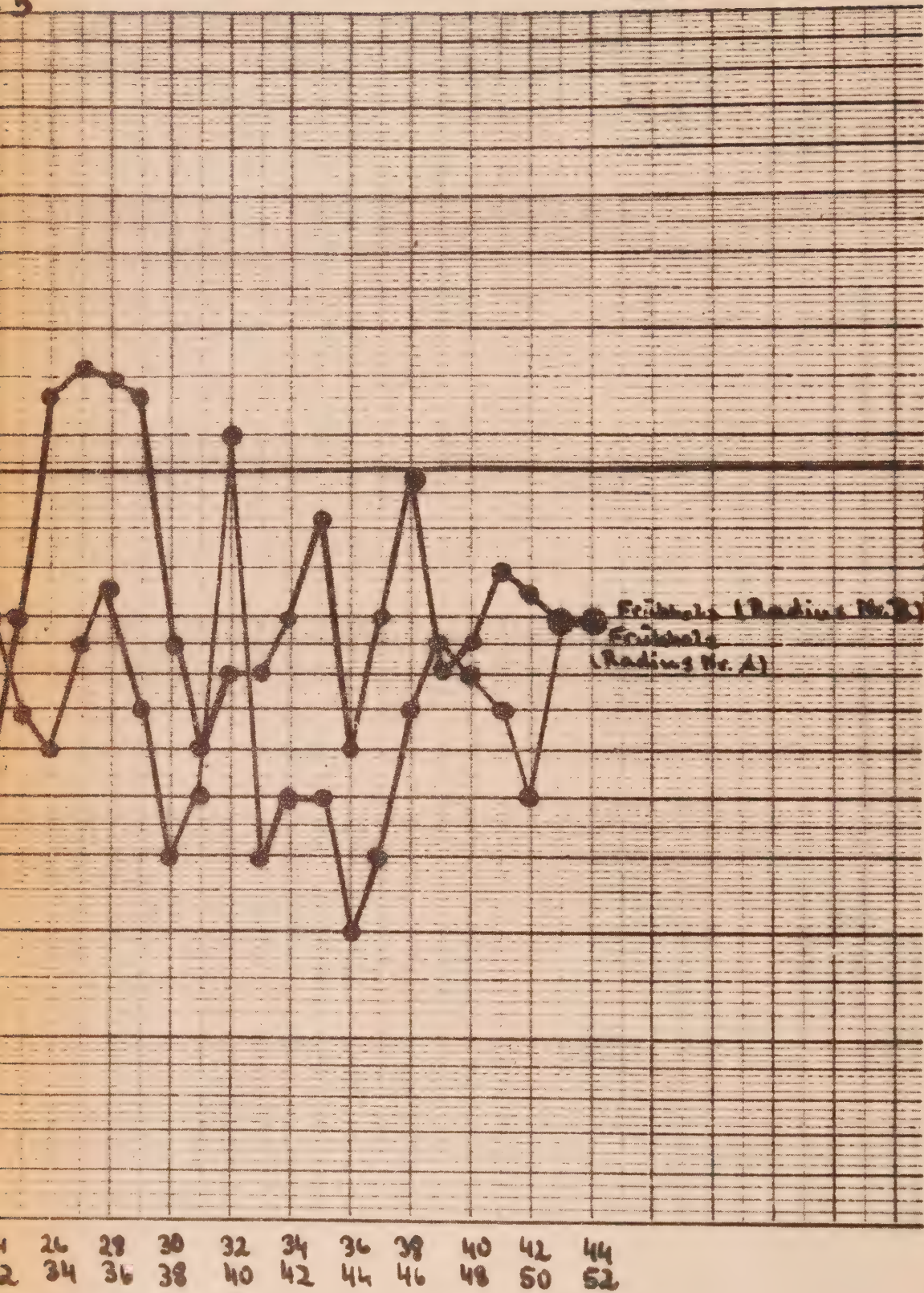


# SKT Polylepis Rading Nr. A und Rading



3

12,5 SKt = 1mm



auf den Radien Nr. A und Nr. B ergibt jedoch keine gute Übereinstimmung, sondern teilweise eine ausgesprochene Gegenläufigkeit.

(Ähnlich schlecht übereinstimmende Kurven zweier Radien ein und desselben Holzes finden sich auch verschiedentlich bei unseren einheimischen Hölzern, vor allem bei den Erlen).

Auffallend ist der starke Zuwachs von fast 3,5 mm im 10.Jahr<sup>x)</sup> auf dem Radius Nr. B, während auf dem Radius Nr. A im entsprechenden Jahr ein Minimumwert auftritt.

Die Gegenläufigkeit im Gesamtverlauf der beiden Kurven von Polylepis beträgt 39 %, die Übereinstimmung also 61 %.

Diese auffallend starke Gegenläufigkeit des Dickenwachstums muß eine Ursache für die merkwürdig in sich gedrehte, widerspännige Form des Polylepisstammes sein; einem Maximum des Zuwachses auf der einen Seite des Stammes scheint vielfach, wie aus den beiden Kurven ersichtlich wird, ein Zuwachsminimum auf der anderen Seite zu entsprechen.

#### 6.) Vergleich der Zuwachszonenbildung bei Espeletia neriifolia und Polylepis sericea:

Man muß sich nun fragen, ob die eindeutig feststellbaren Zuwachszonen bei Espeletia neriifolia und Polylepis sericea echte Jahresringe sind, ob sie also den jährlichen Klimaschwankungen, den Einflüssen der verhältnismäßig kurzen Trockenzeit und der langen Feuchtigkeitsperiode entsprechen, oder ob man sie nicht als Jahresringe bezeichnen kann. Der Lösung dieser Frage sollte der Vergleich der Zuwachszonen-

---

x) Das angesetzte Alter gilt hier wie im folgenden unter der Voraussetzung, daß es sich bei den Zuwachszonen um echte Jahresringe handelt.



kurven von *Espeletia* und *Polylepis* dienen. Beide Bäume sind unter gleichen Bodenverhältnissen und Umweltbedingungen in einer Höhe von 4000 m gewachsen und müßten sich also in ihren Zuwachskurven entsprechen. Es tritt jedoch leider, wie die beiden vorhergehenden Kapitel durch den Vergleich zweier Radien deutlich zeigten, schon innerhalb des gleichen Stammes ein verhältnismäßig großer Prozentsatz von Gegenläufigkeit bei der Ausbildung der Zuwachszonen auf. Bei *Espeletia neriifolia* betrug die Übereinstimmung der Zuwachszonenkurve mit dem Verlauf der Kontrollkurve 77 %, bei *Polylepis sericea* dagegen nur 61 %. Es ist daher schwierig, die Abhängigkeit der beiden Bäume in ihrer Zuwachszonenbildung von den Außenfaktoren eindeutig festzustellen. Der Vergleich der Kurve Nr. a von *Espeletia* mit der *Polylepiskurve* Nr. A ergab eine recht gute Übereinstimmung der Zuwachszonenbildung, die mit 64 % sogar besser ist als die Übereinstimmung der beiden *Polylepis*radien, welche nur 61 % beträgt. Der Vergleich der *Polylepiskurve* Nr. B mit *Espeletia* Nr. a ergibt mit 57 % jedoch eine wesentlich schlechtere Übereinstimmung, da die Gegenläufigkeit dieser beiden Kurven bei 43 % liegt. Bei einem Vergleich der *Polylepiskurve* Nr. B mit der *Espeletiakurve* Nr. b ist im Verlauf der beiden Kurven eine Gegenläufigkeit von 48 %, also eine Übereinstimmung von nur 52 % feststellbar. Vergleicht man die *Polylepiskurve* Nr. A mit der *Espeletiakurve* Nr. b, so kann man eine gute Übereinstimmung von 66 % erkennen. Die Gegenläufigkeit beträgt 34 %.



7.) Die Zuwachszonenbildung bei in verschiedenen Höhen-  
bereichen gewachsenen Exemplaren von Espeletia neriifolia:

Das von Herrn Professor Dr. Vareschi 1953 in drei verschiedenen Höhenbereichen der Küstencordilleren, im Gebiet des Naiguatá, gesammelte Material von Espeletia neriifolia, sowie die Holzprobe Nr. 4 von Espeletia neriifolia aus einer Höhe von 3400 m in den Anden sollten zu einer weiteren Klärung der Frage der Jahresringbildung, also der Abhängigkeit der Zuwachszonen bei Espeletia von den Klimaeinflüssen dienen. Dieses Material war aber leider für eine solche Untersuchung nicht sehr gut geeignet, weil es nur Holzproben von sehr jungen Bäumchen mit einem Alter von 6, 8 und 11 Jahren waren, und jüngere Bäume eine wesentlich schlechtere "Meansensitivity" haben, d.h. auf Wettereinflüsse bedeutend weniger ansprechen als ältere Bäume.

Die "Meansensitivity" nimmt mit abnehmender Jahresringbreite zu, jüngere Bäume sind durch größere Zuwachszonenbreiten gekennzeichnet.

Alle vier von mir untersuchten Holzproben zeigen diese typischen großen Zuwachszonenbreiten.

Die Kurve Espeletia neriifolia Nr. 1 (die Probe kam von der Spitze des Naiguatá aus einer Höhe von 2660 m) ergab folgendes Bild: Der Gesamtverlauf der Kurve liegt weit über der 1 mm - Grenze. Die Breite der Zuwachszonen schwankt zwischen 4 mm und fast 11 mm. Das Bäumchen, von dem die Holzprobe stammte, war etwa 6 Jahre alt.

Auffallend ist, daß die mit bloßem Auge auf dem mikroskopischen Präparat gut erkennbaren Zuwachszonen jener



Espeletia neriifolia

Nr. 4

| Nr. | Jahr | R <sub>1</sub> | R <sub>2</sub> |
|-----|------|----------------|----------------|
| 0   | 1942 | 73             | 73             |
| 1   | 1943 | 15             | 15             |
| 2   | 1944 | 15             | 14             |
| 3   | 1945 | 15             | 17             |
| 4   | 1946 | 16             | 12             |
| 5   | 1947 | 18             | 19             |
| 6   | 1948 | 18             | 20             |
| 7   | 1949 | 23             | 19             |
| 8   | 1950 | 10             | 11             |
| 9   | 1951 | 8              | 9              |
| 10  | 1952 | 7              | 8              |
| 11  | 1953 | 9              | 8              |

Nr. 2

| Nr. | Jahr | R <sub>1</sub> |
|-----|------|----------------|
| 0   | 1945 | 64             |
| 1   | 1946 | 39             |
| 2   | 1947 | 46             |
| 3   | 1948 | 30             |
| 4   | 1949 | 60             |
| 5   | 1950 | 35             |
| 6   | 1951 | 60             |
| 7   | 1952 | 101            |
| 8   | 1953 | 14             |
| 9   | 1954 |                |

Espeletia neriifolia

(Zuwachszonen z.T. nicht deutlich  
erkennbar)

Nr. 1

| Nr. | Jahr | R <sub>1</sub> |
|-----|------|----------------|
| 0   | 1948 | 70             |
| 1   | 1949 | 160            |
| 2   | 1950 | 162            |
| 3   | 1951 | 200            |
| 4   | 1952 | 152            |
| 5   | 1953 | 70             |
| 6   | 1954 |                |

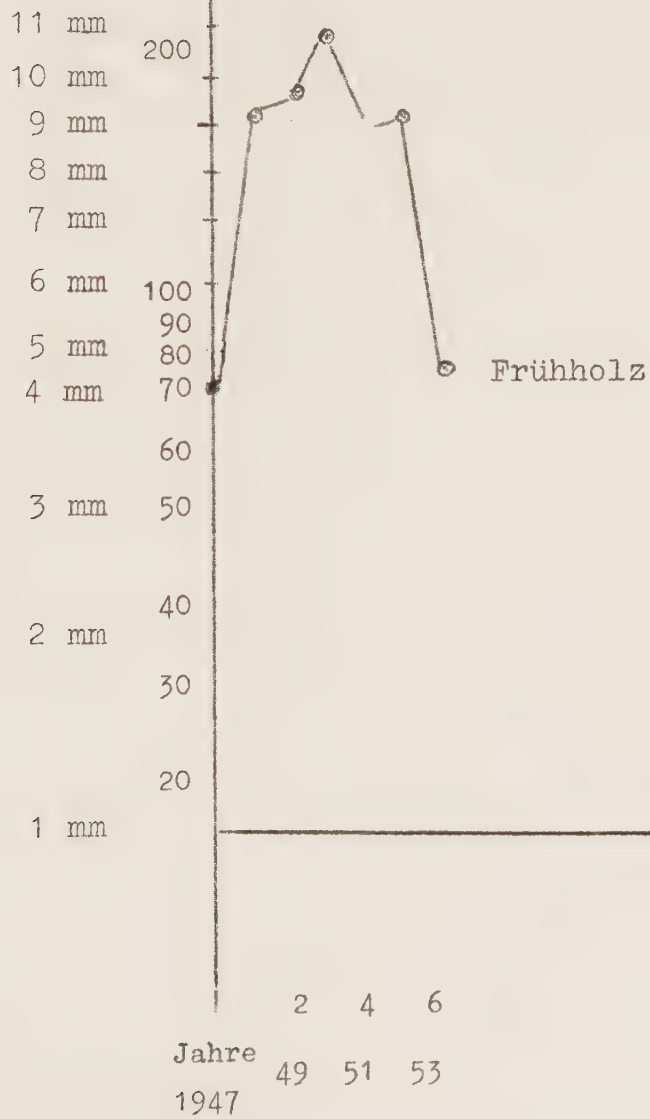
Nr. 3

| Nr. | Jahr | R <sub>1</sub> |
|-----|------|----------------|
| 0   | 1947 | 60             |
| 1   | 1948 | 55             |
| 2   | 1949 | 60             |
| 3   | 1950 | 44             |
| 4   | 1951 | 82             |
| 5   | 1952 | 23             |
| 6   | 1953 | 75             |



Skt. Espeletia Nr. 1

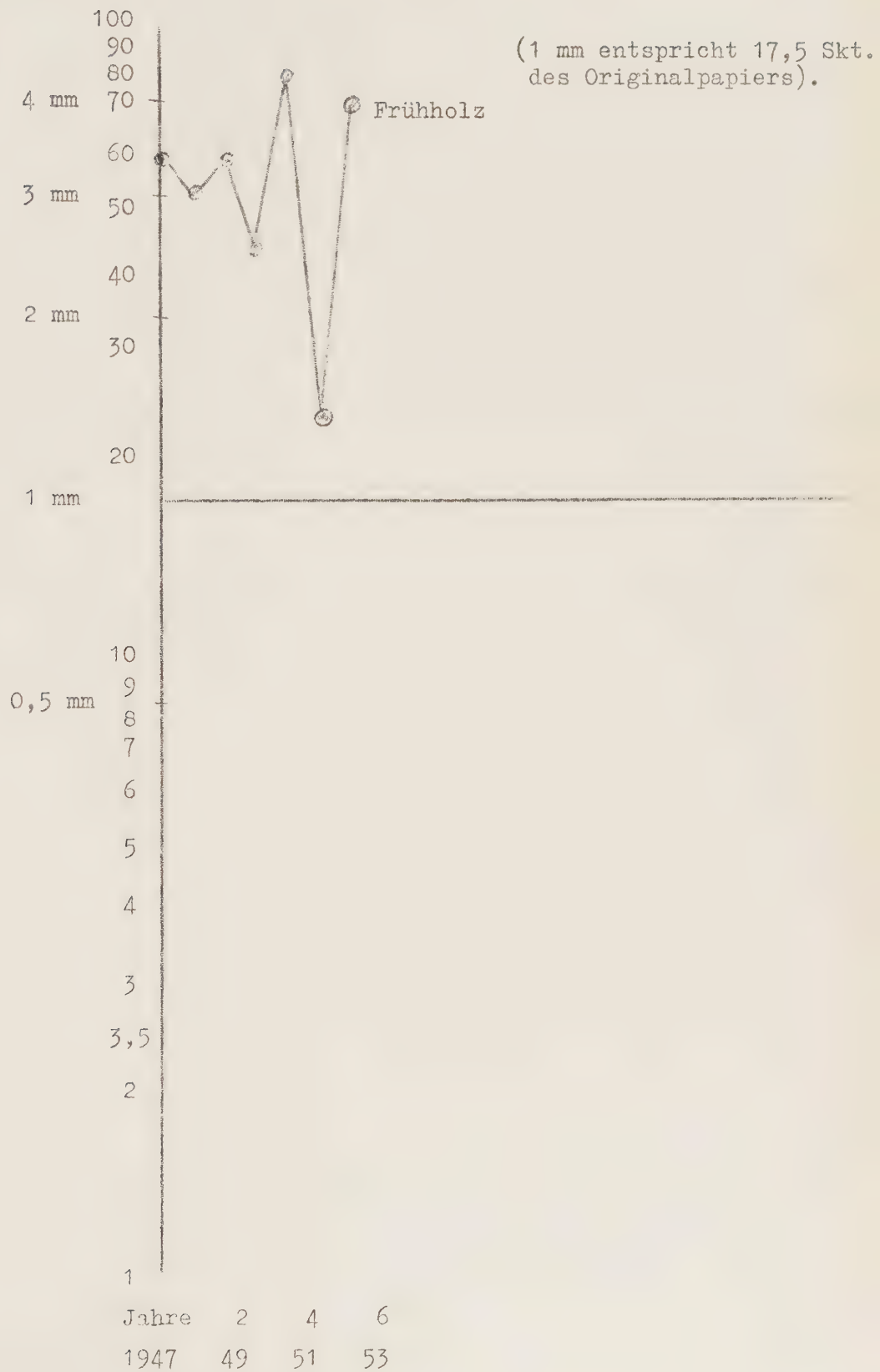
(1 mm entspricht 17,5 Skt.  
des Originalpapiers).





Skt.

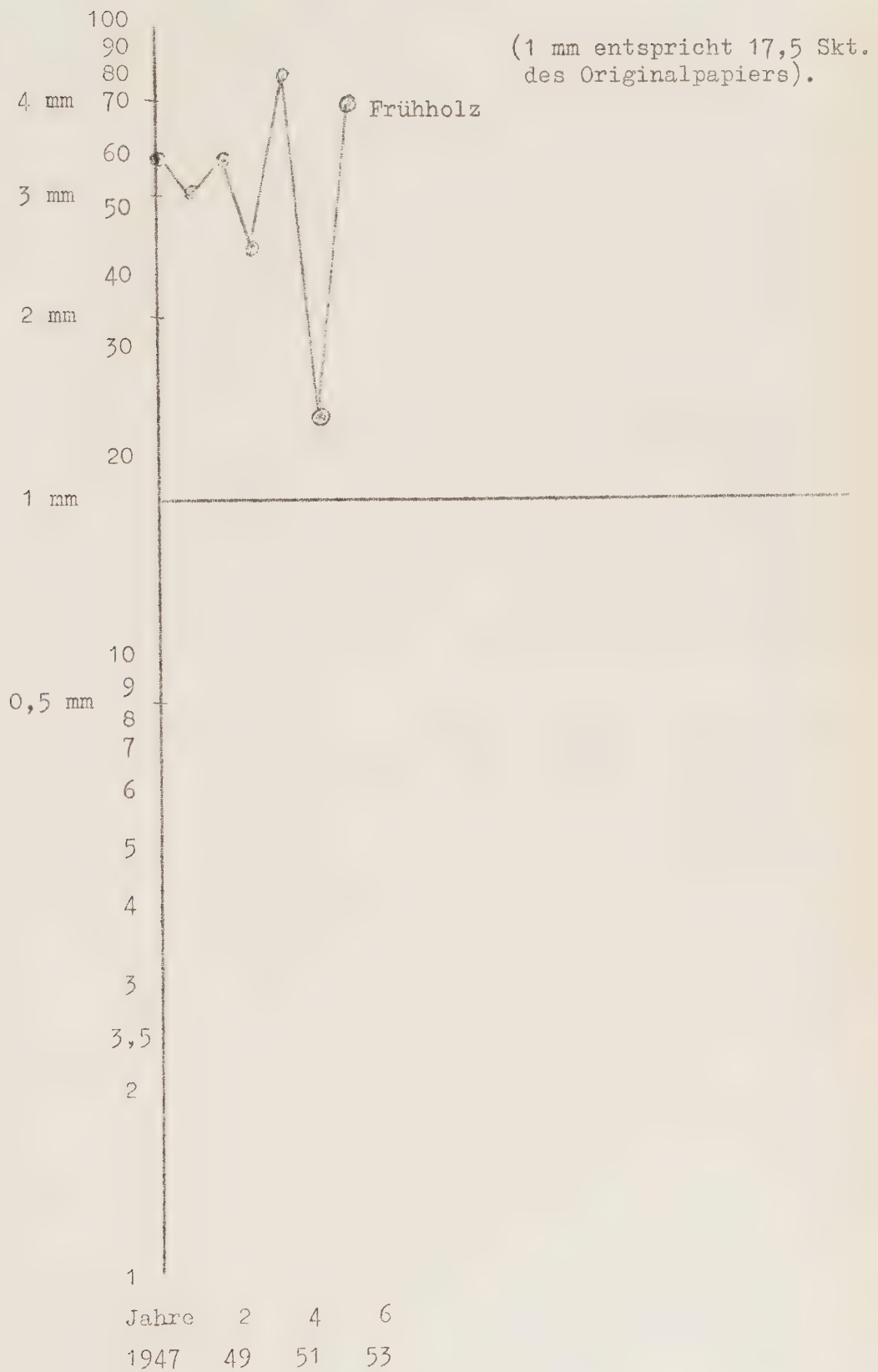
Espeletia Nr. 3





Skt.

Espeletia Nr. 3





Probe unter dem Mikroskop nicht so deutlich ausgeprägt erscheinen wie bei den anderen Proben und zum Teil nicht ganz genau feststellbar sind. In zahlreichen Gefäßen treten Inhaltsstoffe von leuchtend gelblich-brauner Farbe auf, die sich mit wässriger Safraninlösung gut und intensiv anfärben lassen. Ich habe diese Inhaltsstoffe auf ihre chemische Zusammensetzung hin untersucht und habe die Ergebnisse dieser Untersuchungen in Kapitel II meiner Arbeit ausgeführt. (Seite 23).

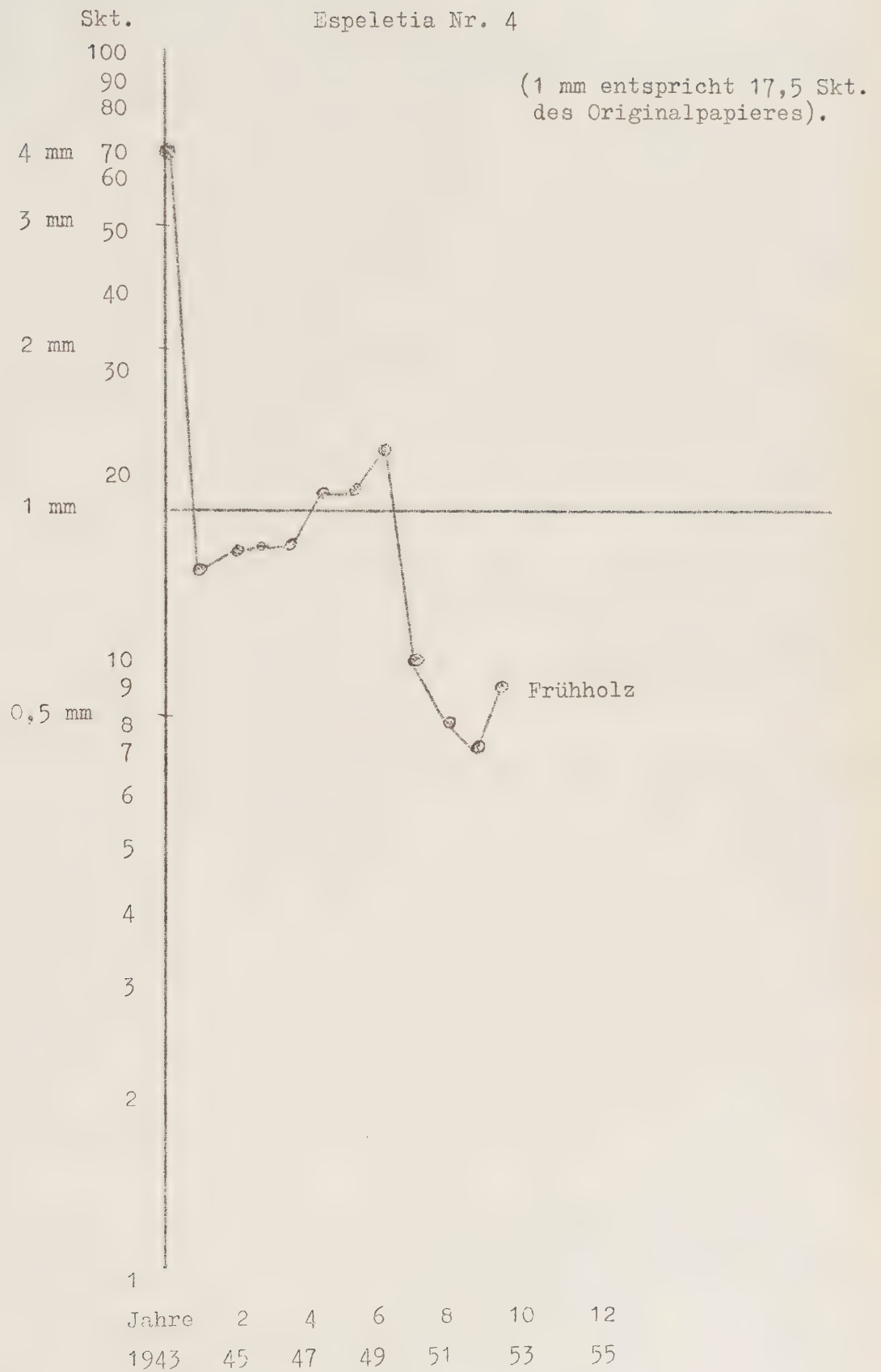
Der Gesamtverlauf der Kurve Espeletia neriifolia Nr. 2 (-die Probe stammt vom Naiguatá Fila aus einer Höhe von  $\sim 2500$  m -) liegt ebenfalls über der 1 mm - Grenze. Die Ringbreite schwankt zwischen  $\sim 1,8$  mm und 5,7 mm. Das Alter dieser Holzprobe ist  $\sim 8$  Jahre. - Die Zuwachszonen sind gut erkennbar.

Auch der Verlauf der Kurve Espeletia Nr. 3, - Naiguatá 2300 m hoch, - liegt über der 1 mm - Grenze. Die Ringbreite schwankt zwischen  $\sim 1,4$  mm und 5 mm. Die untersuchte Probe ergab ein Alter von 6 Jahren.

Wie bei der Kurve Espeletia Nr. 2 besteht auch bei der Kurve Nr. 3 der gesamte Kurvenverlauf nur aus einem Hin- und Herpendeln von Maximal- und Minimalwerten.

Ähnlich wie bei der Kurve Espeletia Nr. 1 sind die Zuwachszonen mit bloßem Auge verhältnismäßig gut erkennbar, während die genaue Abgrenzung unter dem Mikroskop zum Teil nur schwer feststellbar ist. Wie bei der Kurve Espeletia Nr. 1 finden sich auch bei der Kurve Espeletia Nr. 3 in zahlreichen Gefäßen Inhaltsstoffe von leuchtend







gelblich-brauner Farbe.

Die Untersuchung der Holzprobe Espeletia neriifolia Nr.4, aus den Anden von einer Höhe von 3400 m ergab ein Alter von 11 Jahren. Der Hauptverlauf dieser Kurve liegt unter der 1 mm - Grenze, was wohl, wie bei den in den Abschnitten 4.) und 5.) beschriebenen Holzproben von *Espeletia neriifolia* und *Polylepis sericea* aus einer Höhe von 4000 m, auf die Klimaeinflüsse und spezifischen Bodenverhältnisse zurückzuführen ist, die durch die besonders große Höhenlage bedingt sind. - Die Zuwachszonenbreite schwankt zwischen  $\sim 0,4$  mm und 1,4 mm. -

Leider ist, wie schon erwähnt, durch das geringe Alter der vier Holzproben ein brauchbarer Vergleich der Wachstumsintensität in den verschiedenen Höhenbereichen noch nicht möglich.

Die Kurven Nr. 2 (Naiguatá Fila) und Nr. 4 (Anden 3400 m), stimmen in dem charakteristischen Maximumwert des Jahres 1949 überein, ebenso die Kurven Nr. 3 (Naiguatá 2300 m) und Nr.4 (Anden 3400 m) im Minimumwert des Jahres 1952; diese beiden Kurven zeigen auch einen ähnlichen Verlauf der Zuwachszonen. Die Übereinstimmung dürfte jedoch zufällig sein, da die beiden letzteren Proben aus ganz verschiedenen Gebieten stammen.

Auch ist leider über die Bodenverhältnisse in den verschiedenen Höhenbereichen nichts bekannt, sodaß dieser Faktor nicht berücksichtigt werden konnte. - Nach C o s t e r kann, wie ich auf Seite 39 anführte, "der



Standort einer Pflanze einen großen Einfluß auf die Periodizität und das Wachstum ausüben: im allgemeinen wird die Periodizität und die Zonenbildung im Holz umso stärker ausgeprägt sein, je ärmer und trockener der Boden ist."

8.) Vergleich zweier in einem Höhenbereich von 4100 m gewachsener Holzproben von Espeletia neriifolia und Polylepis sericea:

Leider handelt es sich auch bei diesem Material, das mir im September dieses Jahres freundlicherweise von Herrn Dr. F. Pannier übersandt worden ist, um Stammstücke von sehr jungen Bäumchen. Sie zeigen, ähnlich wie die im vorhergehenden Abschnitt beschriebenen Holzproben, die für jüngere Bäume charakteristischen großen Zuwachsbreiten. Die Proben wurden während der Regenzeit geschnitten und weisen in der letzten, jüngsten Zuwachszone typisches Frühholz auf.

Die mikroskopische Untersuchung der Holzprobe Espeletia neriifolia Nr. P ergab ein Alter von 6 Jahren. Die an vier verschiedenen Radien des gleichen Holzquerschnitts gemessenen Zuwachszonenkurven liegen über der 1 mm - Grenze. Die Breite der Zuwachszonen schwankt zwischen 1,5 und 8 mm.

Im Mittel zeigen die vier Radien von Espeletia neriifolia Nr. P im Verlauf der Zuwachszonenkurven eine Übereinstimmung von 75 %, also eine Gegenläufigkeit von 25%.

Die Holzprobe Polylepis sericea Nr. P ist etwa 7 Jahre alt.



*Espeletia neriifolia* Nr. P

| Nr. | Jahr | R <sub>1</sub> | R <sub>2</sub> | R <sub>3</sub> | R <sub>4</sub> | M   |
|-----|------|----------------|----------------|----------------|----------------|-----|
| 0   | 1952 | 120            | 100            | 158            | 100            | 119 |
| 1   | 1953 | 108            | 120            | 155            | 110            | 123 |
| 2   | 1954 | 59             | 58             | 66             | 58             | 60  |
| 3   | 1955 | 90             | 105            | 66             | 85             | 86  |
| 4   | 1956 | 70             | 65             | 45             | 80             | 65  |
| 5   | 1957 | 30             | 29             | 60             | 58             | 44  |
| 6   | 1958 | 28             | 60             | 35             | 45             | 42  |

*Polylepis sericea* Nr. P

| Nr. | Jahr | R <sub>1</sub> | R <sub>2</sub> | R <sub>3</sub> | R <sub>4</sub> | M   |
|-----|------|----------------|----------------|----------------|----------------|-----|
| 0   | 1951 | 80             | 70             | 70             | 80             | 75  |
| 1   | 1952 | 30             | 55             | 30             | 45             | 40  |
| 2   | 1953 | 102            | 60             | 105            | 42             | 77  |
| 3   | 1954 | 52             | 60             | 65             | 68             | 61  |
| 4   | 1955 | 106            | 200            | 205            | 20             | 133 |
| 5   | 1956 | 30             | 32             | 38             | 28             | 32  |
| 6   | 1957 | 53             | 38             | 58             | 45             | 48  |
| 7   | 1958 | 29             | 37             | 19             | 20             | 26  |



SKt

SKt

300

Espeletia nerifolia Nr. P

Kurven von vier verschiedenen  
Radien desselben Stamm-  
querschnittes

12 mm

200

10 mm

180

9 mm

160

8 mm

140

7 mm

120

6 mm

100

5 mm

90

4 mm

80

3 mm

70

2 mm

60

1 mm

50

0 mm

40

-1 mm

30

-2 mm

20

-3 mm

10

-4 mm

0

-5 mm

-10

-6 mm

-20

-7 mm

-30

-8 mm

-40

-9 mm

-50

-10 mm

-60

-11 mm

-70

-12 mm

-80

-13 mm

-90

-14 mm

-100

-15 mm

-110

-16 mm

-120

-17 mm

-130

-18 mm

-140

-19 mm

-150

-20 mm

-160

-21 mm

-170

-22 mm

-180

-23 mm

-190

-24 mm

-200

-25 mm

-210

-26 mm

-220

-27 mm

-230

-28 mm

-240

-29 mm

-250

-30 mm

-260

-31 mm

-270

-32 mm

-280

-33 mm

-290

-34 mm

-300

Jahre

2

4

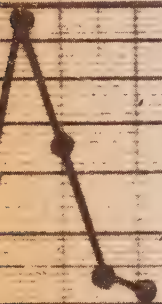
6

8

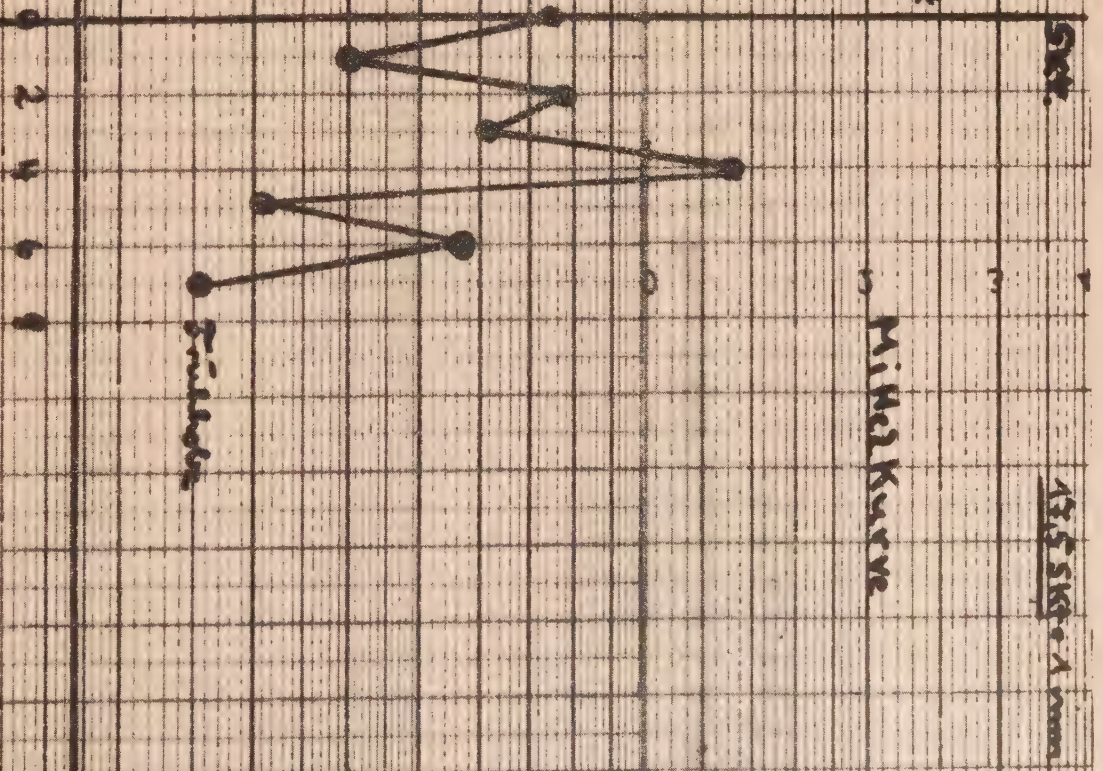
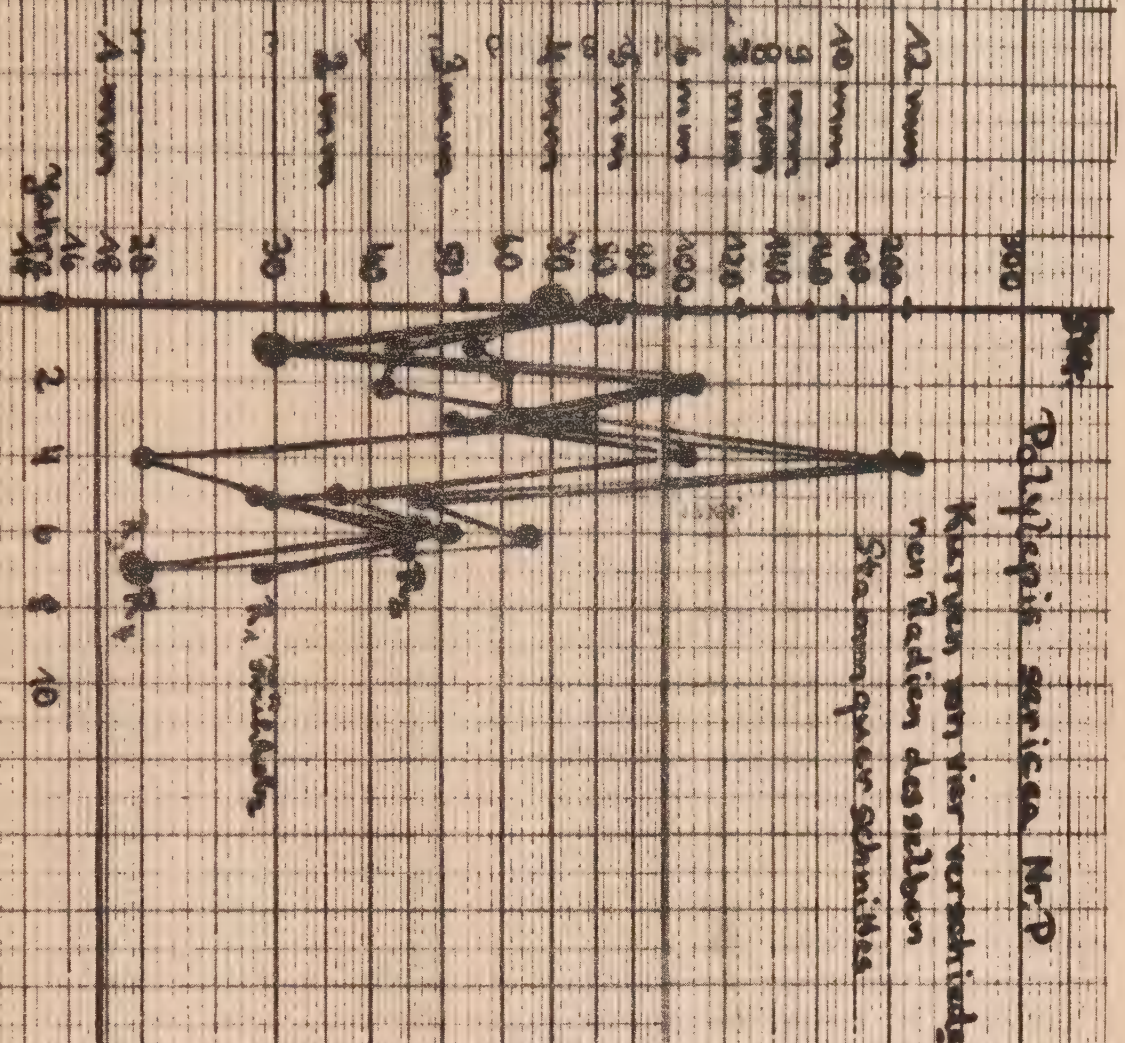
Jahre

17,5 SKt. - 1mm

Mittelkurve



Frühjahr





Der Verlauf der ebenfalls an vier Radien desselben Stammquerschnitts ermittelten Zuwachszonenkurven liegt über der 1 mm - Grenze. Die Ringbreite schwankt zwischen 1,2 und 12 mm.

Die Zuwachszonenkurven der vier Radien von *Polylepis sericea* Nr. P weisen im Mittel eine Übereinstimmung von 74 %, bzw. eine Gegenläufigkeit von 26 % auf.

Vergleicht man die beiden Mittelwertkurven für *Espeletia neriifolia* Nr. P und *Polylepis sericea* Nr. P, so ergibt sich eine Übereinstimmung von 83 %, also eine Gegenläufigkeit von 17 % in den sechs Vergleichsjahren.

Dieses gute Ergebnis muß aber wohl als Zufallsergebnis infolge des kurzen Vergleichszeitraums angesehen werden.

9.) Der Einfluß der jahreszeitlich bedingten Klimaschwankungen auf die Zuwachszonenbildung von *Polylepis sericea*:

Durch das Entgegenkommen von Herrn Professor Dr. Karl Mägdefrau vom Botanischen Institut der Universität München, der mir freundlicherweise auf seiner Expedition nach Venezuela im Frühjahr 1958 zwei weitere Holzproben von *Polylepis sericea* besorgte, konnte ich weitere Untersuchungen über die Art der Zuwachszonenbildung bei diesen tropischen Hölzern durchführen. Die beiden Hölzer stammen, wie das im vorhergehenden beschriebene *Polylepismaterial*, aus dem Gebiet der tropischen Anden, aus einer Höhe von 4060 m. Dieses neue Material (*Polylepis* s. Nr. M1 und Nr. M2) ist mir besonders wichtig und interessant, weil diese Holzproben am 1. April, also am Ende der Trockenzeit, bzw. ganz zu



Beginn der Regenzeit abgesägt wurden, während das zuvor von mir untersuchte Material (*Polylepis* s. Nr. A/B) im November, also am Ende der Regenzeit, bzw. im ersten Beginn der Trockenzeit geschnitten worden war. Wenn nun ein Einfluß der klimaperiodischen Schwankungen auf die Ringbildung dieser tropischen Hölzer besteht, die Zuwachszonen also echte Jahresringe sind, so muß sich dieser Klimaeinfluß in der Ausbildung von Früh- und Spätholz ausprägen und im morphologischen Bild der letzten, jüngsten Zuwachszone erkennbar sein.

Betrachtet man das letztgebildete Holz an der Rindengrenze bei *Polylepis sericea* Nr. A/B (s. Abbildung a), so sieht man deutlich die großen, weitleumigen Elemente des typischen Frühholzes. Untersucht man dagegen Querschnitte durch das Holz von *Polylepis sericea* Nr. M 2 (s. Abb. b), so findet man in der jüngsten Zuwachszone die charakteristischen, englumigen Zellen des Spätholzes.

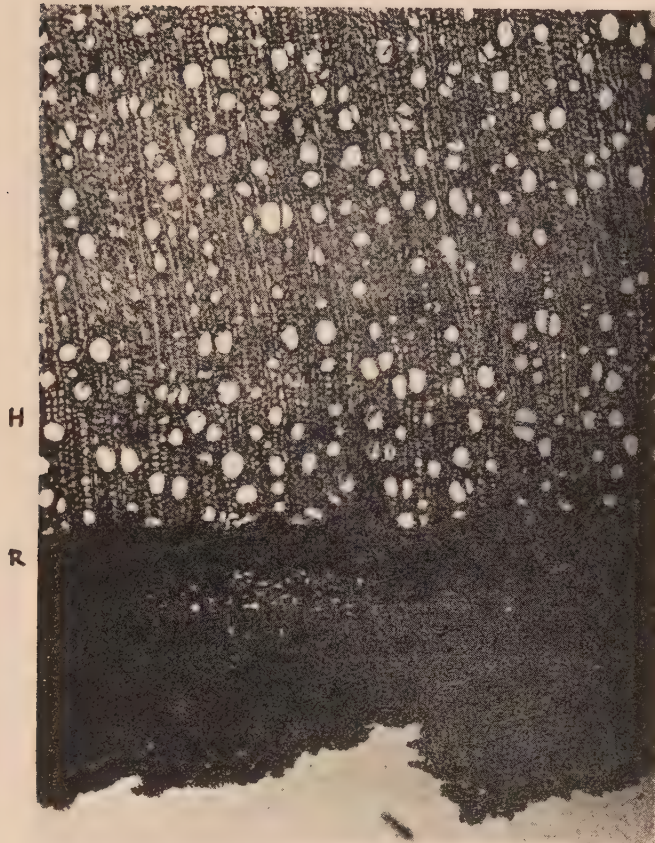
Bei der Holzprobe *Polylepis sericea* Nr. M 1 (s. Abb. c) kann man im Anschluß an die letzte Spätholzzone an der Rindengrenze schon einen ganz schmalen Streifen der mit dem ersten Beginn der Regenzeit wieder neu einsetzenden Frühholzbildung erkennen.

Bei *Polylepis sericea* ist demnach eine eindeutige Abhängigkeit der Ringbildung von den Klimaeinflüssen feststellbar, die Zuwachszonen dieser tropischen Rosacee stellen also echte, durch die jahreszeitlichen Klimaschwankungen bedingte Jahresringe dar.



Abbildung a

Polylepis sericea, Probe Nr. B  
(84 x)



Der Querschnitt zeigt als letztgebildetes Holz an der Rindengrenze typisches Frühholz mit zahlreichen weitleumigen Gefäßen.

H = Holz ; R = Rinde



Abbildung b

Polylepis sericea, Probe Nr. M 2  
(84 x)



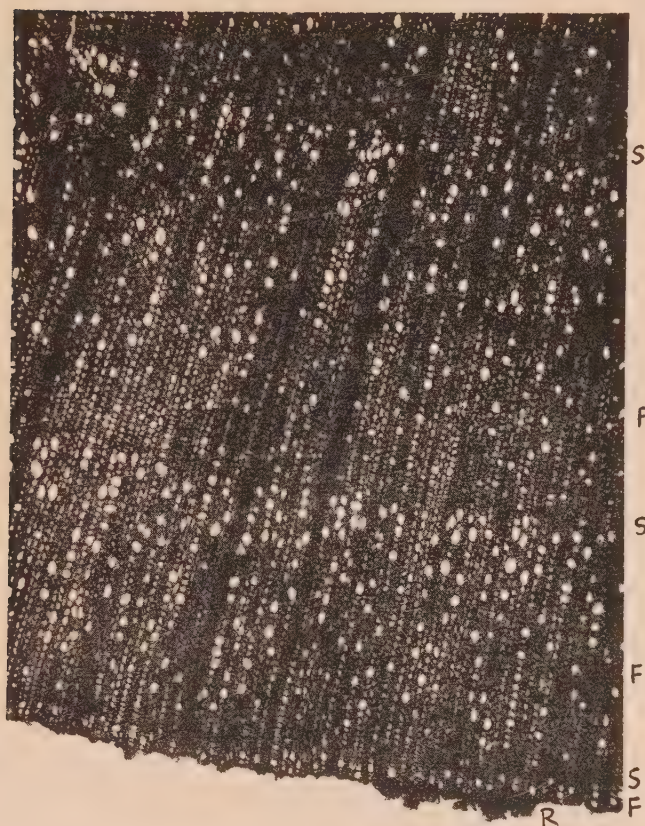
An der Rindengrenze sind auf dem Querschnitt als letztgebildetes Holz die charakteristischen, englumigen Elemente des Spätholzes gut erkennbar.

R = Rinde ; S = Spätholz ; F = Frühholz



Abbildung c

Polylepis sericea, Probe Nr. M 1  
(84 x)



Auf die englumige, letzte Spätholzzone folgt ein ganz schmaler Streifen weitlumiger Zellen, welche die äußersten Zellreihen der mit dem ersten Beginn der Regenzeit wieder neu einsetzenden Frühholzbildung darstellen.

R = Rinde ; F = Frühholz ; S = Spätholz



10.) Untersuchung der Zuwachszonenbildung bei Polylepsis sericea Nr. M 1:

Bei der mikroskopischen Untersuchung des Stammquerschnittes von Polylepsis sericea M 1 zählte ich 11 Ringe. Das Stämmchen ist etwa 10 Jahre alt. Der Verlauf der Zuwachszonen wurde an drei Radien (R 1, R 2, R 3) gemessen.

a.) Kurve Nr. M 1 R 1:

Der Hauptverlauf der Kurve liegt über der 1 mm - Grenze, Die Breite der Zuwachszonen schwankt zwischen 1 mm und 10 mm.

b.) Kurve Nr. M 1 R 2:

Der Hauptverlauf dieser Kurve liegt, wie bei R 1 über der 1 mm - Grenze, die Zuwachs-Breite schwankt zwischen 1 mm und 8 mm.

c.) Kurve Nr. M 1 R 3:

Wie bei R 1 und R 2 liegt der Hauptverlauf dieser Kurve ebenfalls über der 1 mm - Grenze. Die Breite der Zuwachszonen schwankt zwischen 0,65 mm und 8 mm.

d.) Vergleich der Kurven Nr. M 1 R 1 und Nr. M 1 R 2:

Die Gegenläufigkeit der beiden Kurven beträgt insgesamt 30 %, die Übereinstimmung 70 %.

e.) Vergleich der Kurven Nr. M 1 R 1 und Nr. M 1 R 3:

Der Vergleich dieser beiden Kurven zeigt eine Gegenläufigkeit von insgesamt 20 % und eine Übereinstimmung von 80 %.

f.) Vergleich der Kurven M 1 R 3 und M 1 R 2:

Wie bei d.) findet sich beim Vergleich dieser Kurven eine Gegenläufigkeit von 30 % und eine Übereinstimmung von 70 %.



Polylepis sericea

Nr. M 1

| Nr. | Jahr | R <sub>1</sub> | R <sub>2</sub> | R <sub>3</sub> | M   |
|-----|------|----------------|----------------|----------------|-----|
| 0   | 1947 | 75             | 75             | 75             | 75  |
| 1   | 1948 | 17             | 17             | 24             | 19  |
| 2   | 1949 | 171            | 155            | 145            | 157 |
| 3   | 1950 | 58             | 45             | 59             | 54  |
| 4   | 1951 | 75             | 87             | 45             | 69  |
| 5   | 1952 | 74             | 87             | 11             | 57  |
| 6   | 1953 | 58             | 90             | 33             | 60  |
| 7   | 1954 | 47             | 57             | 33             | 46  |
| 8   | 1955 | 84             | 30             | 41             | 32  |
| 9   | 1956 | 65             | 21             | 30             | 39  |
| 10  | 1957 | 45             | 11             | 14             | 23  |
| 11  | 1958 | 5              | 6              | 8              | 6   |

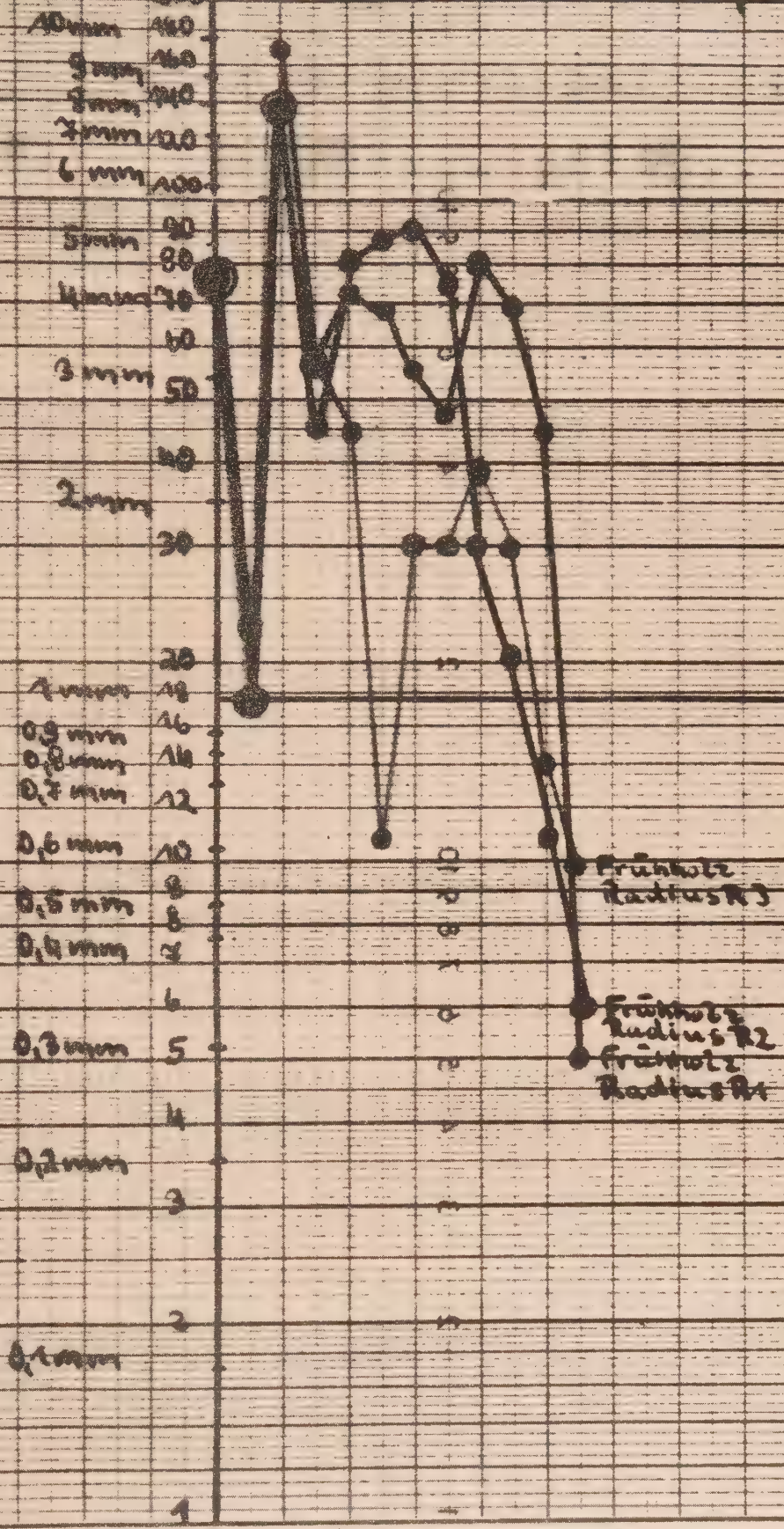


547.

12,5 Stk. = 1 mm

# Polylepis Nr. M1

Kurven dreier verschiedener  
Radien desselben Stammquerschnitts



Jahre 0 2 4 6 8 10 12



Die drei Radien von Polylepis sericea Nr. M 1 zeigen im Verlauf ihrer Zuwachszonenkurven im Mittel eine Übereinstimmung von 73 % und eine Gegenläufigkeit von 27 %, also eine über 10 % bessere Übereinstimmung als der in Abschnitt 5.) beschriebene Vergleich der Polylepisradien Nr. A und B ergab.

11.) Untersuchung der Zuwachszonenbildung bei Polylepis sericea Nr. M 2:

Die mikroskopische Betrachtung des Stammquerschnitts von Polylepis sericea Nr. M 2 ergab 19 Zuwachsringe. Das untersuchte Stammstück ist also etwa 19 Jahre alt. Wie bei Polylepis sericea Nr. M 1 wurde auch bei Polylepis sericea Nr. M 2 der Verlauf der Zuwachszonen an drei verschiedenen Radien des gleichen Stammquerschnitts gemessen.

a.) Kurve Nr. M 2 R 1:

Der Hauptverlauf der Kurve liegt, wie bei Polylepis M 1, über der 1 mm - Grenze; die Zuwachszonenbreite schwankt zwischen 0,68 und 6,5 mm.

b.) Kurve Nr. M 2 R 2:

Der Hauptverlauf der Kurve liegt wieder über der 1 mm - Grenze, die Breite der Zuwachszonen reicht von 0,29 bis 3,8 mm.

c.) Kurve Nr. M 2 R 3:

Die Kurve verläuft hauptsächlich über der 1 mm - Grenze. Die Breite der Zuwachszonen beträgt 0,58 bis 5,8 mm.

d.) Vergleich der Kurven Nr. M 2 R 1 und Nr. M 2 R 2:

Der Vergleich der beiden Kurven ergibt eine Gegenläufig-



Polylepis sericea

Nr. M 2

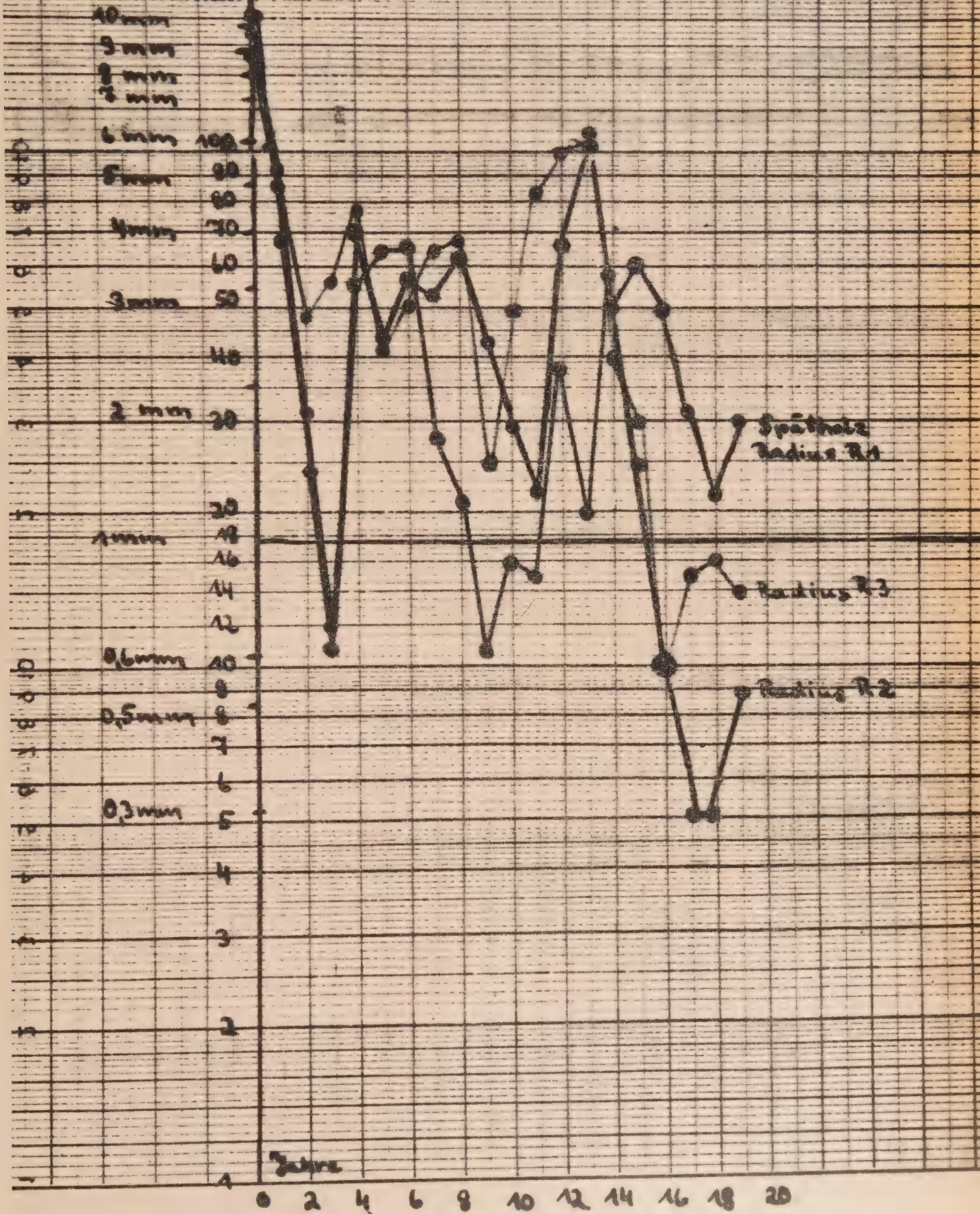
| Nr. | Jahr | R <sub>1</sub> | R <sub>2</sub> | R <sub>3</sub> | M   |
|-----|------|----------------|----------------|----------------|-----|
| 0   | 1938 | 170            | 180            | 159            | 170 |
| 1   | 1939 | 93             | 68             | 76             | 79  |
| 2   | 1940 | 32             | 24             | 47             | 34  |
| 3   | 1941 | 12             | 11             | 56             | 26  |
| 4   | 1942 | 73             | 55             | 68             | 65  |
| 5   | 1943 | 43             | 65             | 43             | 50  |
| 6   | 1944 | 58             | 65             | 50             | 57  |
| 7   | 1945 | 57             | 28             | 65             | 50  |
| 8   | 1946 | 63             | 21             | 66             | 50  |
| 9   | 1947 | 43             | 11             | 25             | 40  |
| 10  | 1948 | 29             | 16             | 50             | 32  |
| 11  | 1949 | 23             | 15             | 85             | 41  |
| 12  | 1950 | 69             | 38             | 100            | 69  |
| 13  | 1951 | 110            | 20             | 103            | 78  |
| 14  | 1952 | 50             | 58             | 41             | 49  |
| 15  | 1953 | 60             | 25             | 30             | 38  |
| 16  | 1954 | 50             | 10             | 10             | 23  |
| 17  | 1955 | 32             | 5              | 15             | 17  |
| 18  | 1956 | 22             | 5              | 16             | 14  |
| 19  | 1957 | 30             | 8              | 13             | 17  |
| 20  | 1958 | -              | -              | -              | -   |



SKT.

13.5610.0-1mm

## Polylepis Nr 112

Kuren drei verschiedener Radien desselben  
Stammquerschnitts



keit von insgesamt 26 %, die Übereinstimmung also 74 %.

B.) Vergleich der Kurven Nr. M 2 R 1 und Nr. M 2 R 3:

Der Vergleich dieser Kurven zeigt mit 42 % eine relativ starke Gegenläufigkeit. Die Übereinstimmung beträgt 58 %.

C.) Vergleich der Kurven Nr. M 2 R 3 und Nr. M 2 R 2:

Mit nur 53 % Übereinstimmung und 47 % Gegenläufigkeit liegt hier keine gute Übereinstimmung der beiden Kurven vor.

Im Mittel ergeben die drei Radian desselben Stammquerschnitts von *Polylepis sericea* Nr. M 2 im Verlauf ihrer Zuwachszonenkurven eine Übereinstimmung von 62 % und eine Gegenläufigkeit von 38 %. Diese Werte entsprechen den beim Vergleich der *Polylepis*-radian Nr. A und B ermittelten Werten (39 % Gegenläufigkeit bzw. 61 % Übereinstimmung.)

Der entsprechende Vergleich verschiedener Radian eines Baumes ergibt bei unseren europäischen Hölzern im allgemeinen einen wesentlich niedrigeren Prozentsatz von Gegenläufigkeit.

Einer Arbeit von J a z e w i t s c h (1952) konnte ich folgende Angaben entnehmen:

|        |            |        |                 |
|--------|------------|--------|-----------------|
| Fichte | (50 Jahre) | 14,2 % | Gegenläufigkeit |
| Kiefer |            | 17,8 % | "               |
| Eiche  |            | 12,9 % | "               |
| Buche  |            | 21,1 % | "               |

Die Werte wurden aus Jahrringkurven von Radian aus verschiedenen Höhen eines Baumes ermittelt.



300

847.

17,52kt - 1m

Mittelkurven

Polylepis Nr. M2 und Polylepis Nr. M1

10 mm 180  
9 mm 160  
8 mm 140  
7 mm 120  
6 mm 100  
5 mm 90  
4 mm 80  
3 mm 60  
2 mm 40  
1 mm 20  
0,5 mm 10  
0,3 mm 5  
0,1 mm 2

Spätholz  
P. Nr. M2

Frühholz  
P. Nr. M1

1936 40 42 44 46 48 50 52 54 56 58



12.) Vergleich der Zuwachszonenmittelkurven von zwei im gleichen Höhenbereich gewachsenen Polylepis sericea - Exemplaren:

Der Vergleich der Mittelkurve aus den an drei Radien von Polylepis sericea Nr. M 1 gemessenen Werten mit der Mittelkurve von Polylepis sericea Nr. M 2, die ebenfalls aus drei Radien ermittelt wurde, ergibt eine Gegenläufigkeit von 40 %; die Übereinstimmung in der Zuwachszonenausbildung der beiden Hölzer beträgt 60 %.

H u b e r (1948) bringt in einer, der Dissertation von Frau Müller-Stoll entnommenen Tabelle folgende Werte für die Gegenläufigkeit innerhalb derselben Holzart bei europäischen Hölzern:

|                 |                      |
|-----------------|----------------------|
| Tanne / Tanne   | 24 % Gegenläufigkeit |
| Buche / Buche   | 30 % Gegenläufigkeit |
| Fichte / Fichte | 32 % Gegenläufigkeit |

13.) Zusammenfassung der Werte, die durch Vergleichung der Zuwachszonen verschiedener Exemplare von Polylepis sericea und Espeletia neriifolia aus dem gleichen Höhenbereich ermittelt wurden:

a.) Gegenläufigkeit bzw. Übereinstimmung der Kurven aus verschiedenen Radien desselben Stammquerschnitts:



| Name und Alter                           | Höhenbereich | Anzahl der Radian | Beim Vergleich der Kurven ermittelte |                   |
|------------------------------------------|--------------|-------------------|--------------------------------------|-------------------|
|                                          |              |                   | % Gegenläufigkeit                    | % Übereinstimmung |
| Polylepis sericea<br>44 Jahre            | 4000 m       | 2                 | 39 %                                 | 61 %              |
| Polylepis sericea<br>Nr. M 1<br>10 Jahre | 4060 m       | 3                 | 27 %                                 | 73 %              |
| Polylepis sericea<br>Nr. M 2<br>19 Jahre | 4060 m       | 3                 | 38 %                                 | 62 %              |
| Espeletia neriifolia<br>30 Jahre         | 4000 m       | 2                 | 23 %                                 | 77 %              |

b.) Gegenläufigkeit bzw. Übereinstimmung der Werte aus dem Vergleich der Zuwachszonen verschiedener Hölzer aus dem gleichen Höhenbereich (Mittelwerte):

| Höhenbereich | Verglichene Hölzer                                                  | % Gegenläufigkeit | % Übereinstimmung |
|--------------|---------------------------------------------------------------------|-------------------|-------------------|
| 4000 m       | Polylepis sericea<br>mit<br>Espeletia neriifolia                    | 40 %              | 60 %              |
| 4060 m       | Polylepis sericea<br>Nr. M 1<br>mit<br>Polylepis sericea<br>Nr. M 2 | 40 %              | 60 %              |



Wie H u b e r (1943) ausführt, "weisen nicht einmal zwei Radian eines Stammquerschnittes, noch viel weniger verschiedene Stücke derselben Holzart, zumal solche verschiedenen Standortes oder Alters, völlig übereinstimmende Jahresringfolgen auf: Wir haben es nie mit Gleichheiten, sondern stets nur mit mehr oder weniger großen Ähnlichkeiten zu tun." Als gut übereinstimmend werden bei unseren einheimischen, also starken Klimagegensätzen ausgesetzten Bäumen Jahresringkurven mit höchstens 25 % Gegenläufigkeit bezeichnet. Wie Huber weiterhin darstellt, nehmen die Gegenläufigkeiten selbst bei Mittelkurven stark zu, sobald die Einheit der Holzart oder des Standortes aufgegeben ist. Wenn lange Untersuchungsreihen, die aus sehr alten Bäumen ermittelt werden konnten, auch in ihren Teilabschnitten - als derartige Teilabschnitte kann man wohl die Kurven meines verhältnismäßig jungen Untersuchungsmaterials, - fast immer unter 50 % Gegenläufigkeit bleiben, sei dies noch als Ausdruck einer positiven Korrelation zu werten. -

In Anbetracht der verhältnismäßig hohen Gegenläufigkeit von 27 %, 38 % und 39 % innerhalb des gleichen Stammquerschnittes bei *Polylepis sericea* kann die Übereinstimmung von 60 %, wie sie der Vergleich der Mittelkurven für *Polylepis sericea* M 1 und *Polylepis sericea* M 2, also für zwei verschiedene Stücke derselben Holzart, und ebenso der Vergleich von *Polylepis sericea* mit *Espeletia nerifolia* ergibt, die zwei ganz verschiedenen Pflanzenfamilien angehören, doch wohl als durchaus positiv und gut bezeichnet werden.



Vergleiche mit ähnlichen Untersuchungen über die Art der Zuwachszonenbildung tropischer Bäume waren mir nicht möglich.

Der geschäftsführende Direktor des "Laboratory of Tree-Ring Research" der Universität von Arizona, in Tucson T. L. Smiley antwortete mir freundlicherweise auf meine Anfrage, ob in der neueren amerikanischen Literatur entsprechende Werte von Gegenläufigkeit bzw. Übereinstimmung der Zuwachszonenkurven bei anderen tropischen Hölzern beschrieben wurden, daß bisher noch keine Arbeiten bekannt seien, die sich mit diesen Fragen beschäftigten.

#### 14.) Ergebnis:

Schon bei zwei verschiedenen Radien desselben Stammquerschnitts ist in den Zuwachszonenkurven ein verhältnismäßig großer Prozentsatz von Gegenläufigkeit festzustellen. Deshalb ist ein eindeutiges Ergebnis beim Vergleich der Zuwachszonenkurven von *Espeletia neriifolia* und *Polylepis sericea*, also beim Vergleich der Zuwachszonenbildung von zwei verschiedenen, in gleicher Meereshöhe und unter gleichen Boden- und Klimaverhältnissen gewachsenen Bäumen nicht möglich.

Für *Espeletia neriifolia* ergab der Vergleich der Zuwachszonenkurve eines ersten Radius' aus dem Stammquerschnitt mit der Kontrollkurve aus einem zweiten Radius des gleichen Holzstückes eine Übereinstimmung dieser beiden Kurven von 77 % bzw. eine Gegenläufigkeit von 23 %.

Bei *Polylepis sericea* - Exemplaren betrug diese Überein-



stimmung im Mittel nur 65 %, die Gegenläufigkeit 35 %.

Ähnliche Differenzen der Wachstumsintensität innerhalb desselben Baumes sind, wie bereits erwähnt, keine Seltenheit. U r s p r u n g schreibt in seiner Arbeit "Zur Periodizität des Dickenwachstums in den Tropen": "Der Verlauf der Wachstumsintensität des Cambiums ist in unserem Klima in der Wurzel ein anderer als im Stamm, und selbst im Stamm verhalten sich die beiden Seiten des bipolaren Bildungsgewebes verschieden; die Kurven, welche uns den Zusammenhang zwischen der Jahreszeit und der cambialen Wachstumsintensität geben, zeigen also schon in einer Gegend mit starken klimatischen Gegensätzen an demselben Baum bedeutende Differenzen. In einem Klima, welches das ganze Jahr hindurch Wachstum erlaubt, sind sowohl für die einzelnen Teile desselben Baumes, als auch für verschiedene Arten noch stärkere Abweichungen zwischen den einzelnen Wachstumskurven möglich. Leider wurden in den Tropen eingehendere Untersuchungen über diesen Gegenstand bis zur Zeit nicht angestellt."

Vergleicht man die Ringbreiten-Mittelkurven von je drei Radien bei Stammquerschnitten von *Polylepis sericea* Nr. M 1 und *Polylepis sericea* Nr. M 2, die im gleichen Höhenbereich von 4060 m gewachsen sind, so ergibt sich eine Übereinstimmung der Zuwachszonenbildung dieser beiden Bäume von 60 %.

Die Betrachtung der Zuwachszonen-Abstände bei Stammstücken von *Espeletia neriifolia* und *Polylepis sericea*, die in einer Höhe von  $\sim 4000$  m bei gleichen Klima- und



Bodenverhältnissen gewachsen sind, zeigte eine Übereinstimmung zwischen den Kurven der Zuwachszonen dieser beiden Baumgattungen von 64 %, 57 % und 52 %.

Dies ergibt einen Mittelwert von  $\sim 60$  % Übereinstimmung. Im Verhältnis zu der, vor allem bei *Polylepis* an ein und demselben Stammstück auftretenden großen Zahl der Gegenläufigkeit in der Zuwachszonenbildung ist dieser Prozentsatz der Übereinstimmung zwischen *Espeletia* und *Polylepis* recht gut.

Er rührt meiner Meinung nach von der Einwirkung derselben Umweltfaktoren auf diese beiden Bäume her; er muß in engem Zusammenhang mit den klimatischen Gegebenheiten, also dem jährlichen Wechsel zwischen Regen- und Trockenperiode stehen.

Die Zuwachszonen bei der in einer Höhe von rund 4000 m an der andinen Baumgrenze wachsenden *Espeletia neriifolia* und *Polylepis sericea* dürften daher wohl als echte Jahresringe angesehen werden; - das Ergebnis dieser Untersuchungen muß aber noch als eine Vermutung betrachtet werden, weil mir für einen eindeutigen Beweis meiner Annahme das notwendige Beweismaterial weiterer Vergleiche der Zuwachszonenbreite nicht zur Verfügung stand.

Eindeutig spricht jedoch für die Abhängigkeit der Ringbildung von den Klimaeinflüssen, also für die Ausbildung echter Jahresringe der Vergleich des jüngsten Holzzuwachses eines am Ende der Regenzeit abgesägten Baumes mit dem eines am Ende der Trockenzeit geschnittenen. Bei jenem erscheint an der Rindengrenze als jüngster Holzzuwachs



typisch weitleumiges Frühholz, bei diesem englumiges Spätholz. Man kann also echte Abhängigkeit der Holzbildung von den jahreszeitlich bedingten Umwelteinflüssen erkennen; so glaube ich, daß nach dem Ergebnis dieser morphologischen Betrachtung, vereint mit dem Ergebnis der Kurvenvergleiche, die Zuwachszonen der von mir untersuchten andinen Hölzer zu Recht als echte Jahresringe bezeichnet werden können.

#### EXKURS:

=====

Die Untersuchung von *Espeletia neriifolia* und *Polylepis sericea* hat einen deutlichen Zusammenhang zwischen der Ausbildung der Zuwachsringe dieser beiden die andine Baumgrenze bildenden Hölzer und dem Klima aufgezeigt.

Während in den Gebirgen der nördlichen Hemisphäre die Baumgrenze, von geringfügigen Schwankungen um 50 m abgesehen, annähernd wagerecht verläuft und auch in den Erosionsrinnen nicht bemerkenswert ansteigt, klettert sie in den Anden in der geschützten, feuchten Lage der Erosionsrinnen sehr hoch, oft bis zu 400 m über die Normalhöhe.

Nach H u b e r (1948) eignen sich für die Untersuchung der Klimaeinflüsse auf die Schwankungen der Jahresringbreiten am besten diejenigen Gebiete, in denen ein Witterungsfaktor für den Holzzuwachs begrenzend in den Vordergrund tritt. In den Trockengebieten der Erde ist ganz eindeutig der Niederschlag, im Norden dagegen die



Wärme der begrenzende Minimumfaktor. -

In den Gebirgen unserer Breite ist der begrenzende Faktor für das Baumwachstum also in erster Linie die Temperatur. In den Anden Venezuelas dagegen ist die Temperatur ziemlich gleichbleibend. Der begrenzende Minimumfaktor dürfte deshalb hier in der Feuchtigkeit zu suchen sein, d.h. als der für das Wachstum der andinen Hölzer in erster Linie entscheidende Faktor ist wohl vor allem der Niederschlag zu betrachten. Der jährliche Wechsel zwischen Regen- und Trockenperiode bedingt, wie die in den entsprechenden Jahreszeiten genommenen Holzproben im morphologischen Bild des letzten, jüngsten Zuwachses deutlich erkennen lassen, die Ausbildung von Jahresringen.

*Hypericum laricifolium*.

=====

Zusätzlich prüfte ich auch eine ebenfalls aus den Anden aus einem Höhenbereich von 4100 m stammende Holzprobe von *Hypericum laricifolium* auf die Ausbildung von Zuwachszonen. Wie *Espeletia* und *Polylepis* gehört auch *Hypericum* zur großen Klasse der Dicotyledonae und zwar zur Ordnung der Guttiferales. *Hypericum laricifolium* bildet oberhalb der *Espeletia*- *Polylepis*- Zone (also meist über 4000 m Höhe) oft dichte buschige Bestände und ist wohl die in den Anden Venezuelas am höchsten gehende Holzpflanze.

Schon bei makroskopischer Betrachtung ist auf einem Querschnitt durch das gelblich-weiße Holz Ringbildung



Hypericum laricifolium

| Nr. | Jahr | R <sub>1</sub> | R <sub>2</sub> | R <sub>3</sub> | M  |
|-----|------|----------------|----------------|----------------|----|
| 0   | 1944 | 47             | 47             | 50             | 48 |
| 1   | 1945 | 75             | 75             | 23             | 58 |
| 2   | 1946 | 60             | 60             | 57             | 59 |
| 3   | 1947 | 20             | 16             | 45             | 27 |
| 4   | 1948 | 40             | 40             | 25             | 35 |
| 5   | 1949 | 12             | 10             | 10             | 11 |
| 6   | 1950 | 15             | 14             | 13             | 14 |
| 7   | 1951 | 15             | 15             | 22             | 17 |
| 8   | 1952 | 17             | 18             | 20             | 18 |
| 9   | 1953 | 18             | 19             | 20             | 19 |
| 10  | 1954 | 22             | 17             | 10             | 16 |
| 11  | 1955 | 13             | 15             | 9              | 12 |
| 12  | 1956 | 19             | 20             | 5              | 14 |
| 13  | 1957 | 20             | 18             | 5              | 14 |
| 14  | 1958 | 25             | 20             | 10             | 18 |



10051

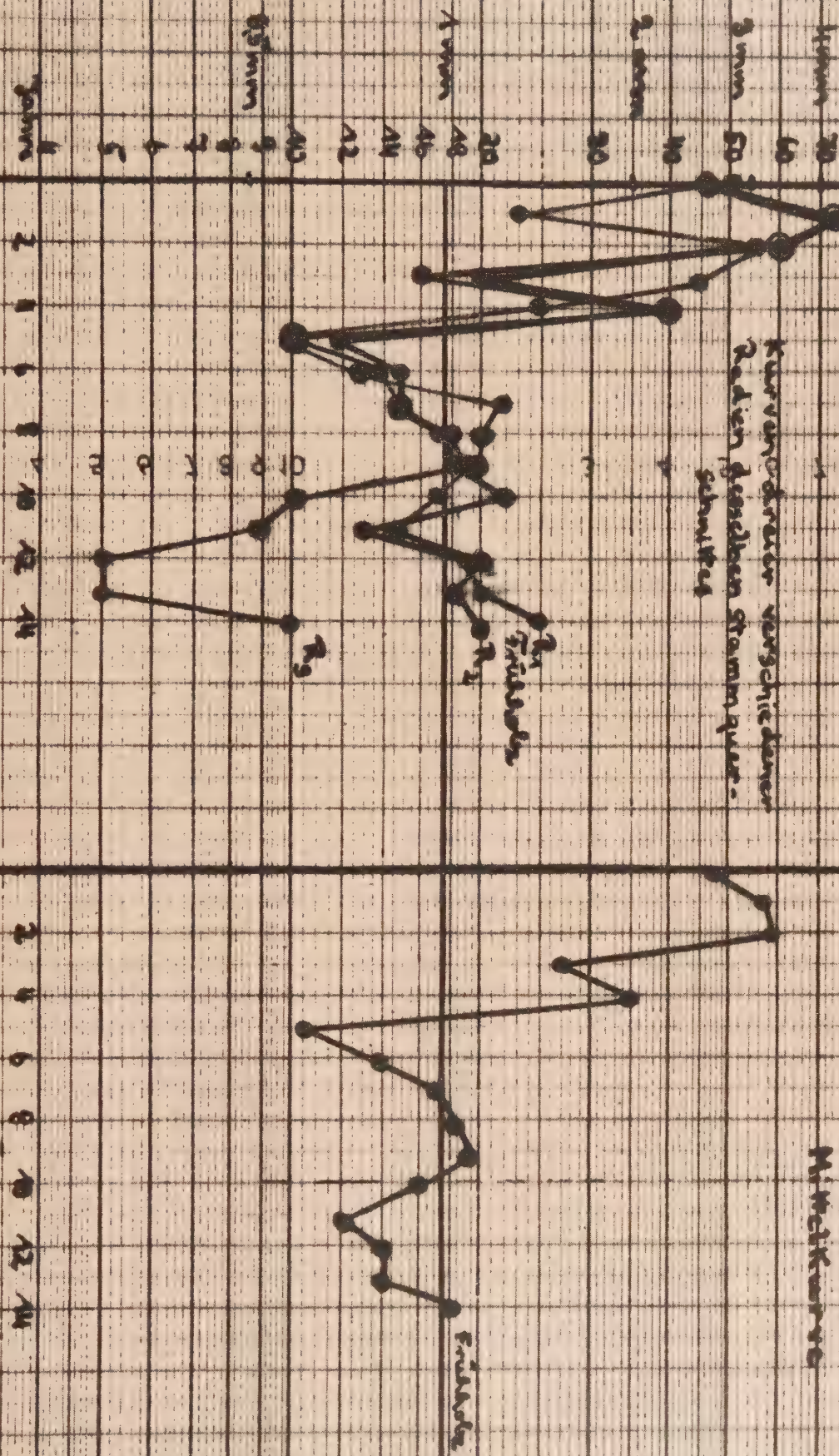
Stk.

17.5 Stk. - 1 mm

*Hypericum* *lanceifolium*

Mittelkurve

Kurven der verschiedenen  
Radien derselben Stammquerschnittes









Die Arbeit wurde im Botanischen und Forstbotanischen Institut der Universität München ausgeführt. Herrn Professor Dr. Fritz Gessner danke ich herzlich für seine Ratschläge, die er mir während meiner Arbeit zuteil werden ließ. Ebenso möchte ich herzlich Dank sagen dem Direktor des Forstbotanischen Instituts, Herrn Professor Dr. Bruno Huber für die Erlaubnis in seinem Institut arbeiten zu dürfen und Fräulein Dr. Wita von Jazewitsch für ihre freundliche Hilfe während meiner Untersuchungen im Forstbotanischen Institut. Auch Herrn Professor Dr. Karl Mägdefrau und Herrn Dr. Eberhard Schmidt danke ich vielmals für ihre lebenswürdige Unterstützung.



Gesamtverzeichnis der benützten Literatur.

=====

- de B a r y , A.: Vergleichende Anatomie d. Veg.org.  
d. Phan. und Farne, Leipzig 1877.
- B e n o i s t , R.: L' Espeletia Hartwegiana, Cuatr.  
Bull. Soc. bot. Fr. 83, 279 - 285,  
1936. - Ref.: C. R. Metcalfe and  
L. Chalk: Anatomy of the Dicoty-  
ledons, Oxford 1950, Volume II, 793.
- B r e z i n a , Paul: Beiträge zur Anatomie des Holzes  
der Compositen, Ber. Wiener Akad.  
105, Abt. 1, 367, 1906.
- B ü n n i n g , E.: Jahreszeiten und Pflanzenleben  
(Bot. Inst., Univ. Tübingen)  
Studium gen. 12, 733 - 42 (1955)  
Ref.: Ber. W. Biol. 105, 198, 1956.
- B u r g e r s t e i n , A.: Anatomische Untersuchungen  
argentinischer Hölzer des K. K.  
naturhist. Hofmuseums in Wien,  
26, 1 - 36, 1912.
- C o s t e r , Ch.: Zur Anatomie und Physiologie der  
Zuwachszonen- und Jahresringbildung  
in den Tropen, Ann. du Jardin  
botan. de Buitenzorg 37, 49 - 160.
- C o s t e r , Ch.: Zur Anatomie und Physiologie der  
Zuwachszonen- und Jahresringbildung  
in den Tropen, Ann. du Jardin  
botan. de Buitenzorg 38, 1 - 114,  
1927. - Ref.: Ber. w. Biol. 9, 42,  
1929.
- D a n i l o v , D.N.: Der Einfluß des Fruchtens auf die  
Struktur des Jahresringes bei der  
Fichte (Picea excelsa Link), Bot.  
Z. 38, 367 - 377, 1953 (Russisch).  
Ref.: Ber. w. Biol. 86, 392, 1954.
- E n g l e r , A. und  
P r a n t l , K.: Die natürlichen Pflanzenfamilien,  
Leipzig 1889, 4, Abt. 5, 216 und  
3, Abt. 3, 1 - 61.
- E s a u , K.: Anatomic Effects of the Viruses of  
Pierce's Disease and Phony Peach  
Hilgardia 18, (12), 423 - 482, 1948.
- F i t t i n g , Hans: Morphologie, in Strasburger, Lehrbuch  
der Botanik, 25. Aufl. Stuttgart 1951,  
106.



- F r a n c i s , W. D.: Die Zuwachsringe im Holze australischer Araucariaceen, (Botanic gardens Brisbane), Proc. of the Linnean Soc. of New South - Wales 53, Nr. 2, 71 - 79, 1928. Ref.: Ber. w. Biol. 8, 615, 1928.
- F r i e s e n , G.: Kritische Untersuchungen über den Nachweis von Ligninen in Zellwänden, Ber. d. D. Bot. Ges. 53, 186, 1935.
- G e i g e r , Fr.: Die Jahresringbildung von *Tectona grandis* L. f., 1915. Jb. wiss. Bot. 55, Ref.: Ch. Coster, Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen- und Jahresringbildung in den Tropen, Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg 37, 49 - 160, 1927.
- G l o c k , W a l d o , S.: Baumwachstum II. Zuwachsringe und Klima (Tree Ring Res. Laborat., Macalester Coll., Saint Paul, Minn.) Bot. Review 21, 73 - 188, 1935. Ref.: Ber. w. Biol. 57, 209, 1955.
- G o n z a l e z , E.: Datos detallados de climatologia de Venezuela, Ministerie Sanidad, Public. de la div. de Malarialogia, Nr. 8, Caracas 1948, 406.
- H e e r , O.: Über die periodischen Erscheinungen der Pflanzenwelt in Madeira, Verhandlungen d. schweiz. naturf. Ges. in Glarus, 1851.
- H i l p e r t , S. und L i t t m a n n , E.: Über die Verharzung der Zucker durch Säuren und ihre Beziehungen zur Ligninbestimmung, Ber. d. D. Bot. Ges. 67, 1551, 1934.
- H u b e r , Bruno: Die Jahresringe der Bäume als Hilfsmittel der Klimatologie und Chronologie, Naturwissenschaften 35, 151 - 154, 1948.
- H u b e r , Bruno: Über die Sicherheit jahresringchronologischer Datierung, Holz 6, 263 - 268, 1943.
- J a z e w i t s c h , v. Wita: Beiträge zur Methodik der Jahresringchronologie, II. Die fraktionierte Gegenläufigkeitsstatistik, Holzforschung 6, Heft 3, 82 - 89, 1952.



- J o s t , L.: Pflanzenphysiologie, Band II,  
Jena 1923, 209.
- K ü s t e r , Ernst: Die Pflanzenzelle, 2. Aufl.,  
Jena 1951.
- L i n k , H. F.: Elementa Philosophiae botanicae,  
Berlin 1824.
- M e t c a l f e , C. R. Anatomy of the Dicotyledons,  
C h a l k , L.: and Volume II, 794, Oxford 1950.
- M i c h a e l , Paul, Oscar: Vergleichende Untersuchungen  
über den Bau des Holzes der  
Compositen, Caprifoliaceen und  
Rubiaceen, Leipzig 1885.
- M o l i s c h , Hans: Die Mikrochemie der Pflanze,  
3. Aufl., Jena 1923.
- M o l i s c h , Hans: Vergl. Anatomie des Holzes der  
Ebenaceen und ihrer Verwandten,  
Sitzb. der Kais. Akad. 80, 1, 1879.
- M o l l , J. W. und Mikrographie des Holzes, Teil I,  
J a n s o n i u s , H.H.: Leiden 1906, 60.
- M ü l l e r -  
S t o l l , H.: Vergleichende Untersuchungen über  
die Abhängigkeit der Jahresring-  
folge von Holzart, Standort und  
Klima, Stuttgart 1951.  
Bibliotheca botanica, Heft 122.
- P a n n i e r , Federico: El Climatograma: Un Aspecto  
Nuevo Para El Conocimiento Del  
Clima Y De La Distribucion De La  
Vegetacion En Venezuela, Ergebnisse  
der deutschen limnologischen Vene-  
zuela-Expedition 1952, Band I,  
Deutscher Verlag der Wissenschaften,  
Berlin 1956.
- R e i c h e , K.: Zur Kenntnis der Lebenstätigkeit  
einiger chilenischer Holzgewächse,  
Pringhs. Jahrb. 30, 1879.
- S a n i o , K. G.: Vergl. Untersuchungen über die  
Zusammensetzung des Holzkörpers,  
Bot. Ztg. 1863. Jg. 21.
- S c h a c h t , H.: Lehrbuch der Anatomie und Physio-  
logie der Gewächse, Band II, 2. Aufl.  
Berlin 1859.



- S c h i m p e r , A.F.W.: Pflanzengeographie auf phys.  
Grundlage, Jena 1898, 1. Aufl.
- S m i t h , Albert  
and  
K o c h , Minna: The Genus Espeletia, A Study in  
Phylogenetic Taxonomy, Brittonia,  
Volume 1, Nr. 7, 479, 1935.
- S o l e r e d e r , Hans: Systematische Anatomie der  
Dicotyledonen, Stuttgart 1899.
- U l l r i c h , Johannes: Vergleichende Untersuchungen  
über Verholzung und Verholzungs-  
reaktionen, Ber. d. D. Bot. Ges.  
68, Heft 2, 93, 1955.
- U n g e r , F.: Über den Grund der Bildung der  
Jahreslagen dicotyler Holz-  
pflanzen, Bot. Ztg. 5, 1847.
- U r s p r u n g , Alfred: Anatomie und Jahresringbildung  
tropischer Holzarten,  
Dissertation, Basel 1900.
- U r s p r u n g , Alfred: Zur Periodizität des Dicken-  
wachstums in den Tropen,  
Bot. Ztg. 62, 189 - 210, 1904.
- W a r m i n g , E.: Lagoa Santa, 1892.



## L e b e n s l a u f .

=====

Ich wurde am 11. April 1934 in Augsburg als Tochter des Facharztes Dr. Karl Trautner und seiner Ehefrau Else Trautner geb. Scharff geboren. Vom Frühjahr 1940 bis Februar 1944 besuchte ich die Volksschule "Am Roten Tor" in Augsburg. Durch die Kriegssereignisse gezwungen, ging ich von Februar bis Juli in die Volksschule in Nördlingen und wurde im September 1944 in die dortige Oberschule für Mädchen aufgenommen, der ich bis Weihnachten 1944 angehörte. Während der ersten Besatzungszeit erhielt ich bis Herbst 1945 Privatunterricht. Im Dezember 1945 trat ich in Augsburg in das "Stetten-Institut", Oberrealschule für Mädchen, ein, das ich am 15. Juni 1952 mit dem Reifezeugnis verließ. Vom Wintersemester 1952/53 bis zum Wintersemester 1953/54 studierte ich an der Ludwig Maximilians-Universität in München. Als Fächer wählte ich Biologie, Chemie und Geographie. Vom Sommersemester 1954 an setzte ich mein Studium an der Eberhard-Karls-Universität in Tübingen fort. Während der Semesterferien war ich in der biologischen Forschungsabteilung der Farbwerke Hoechst, Lechchemie Gersthofen, praktisch tätig. Zum Wintersemester 1956/57 kehrte ich wieder an die Universität München zurück, wo ich im November 1957 die philosophische Vorwegprüfung für das Staatsexamen ablegte. Seit dem Wintersemester 1956 arbeitete ich an meiner Dissertation.





